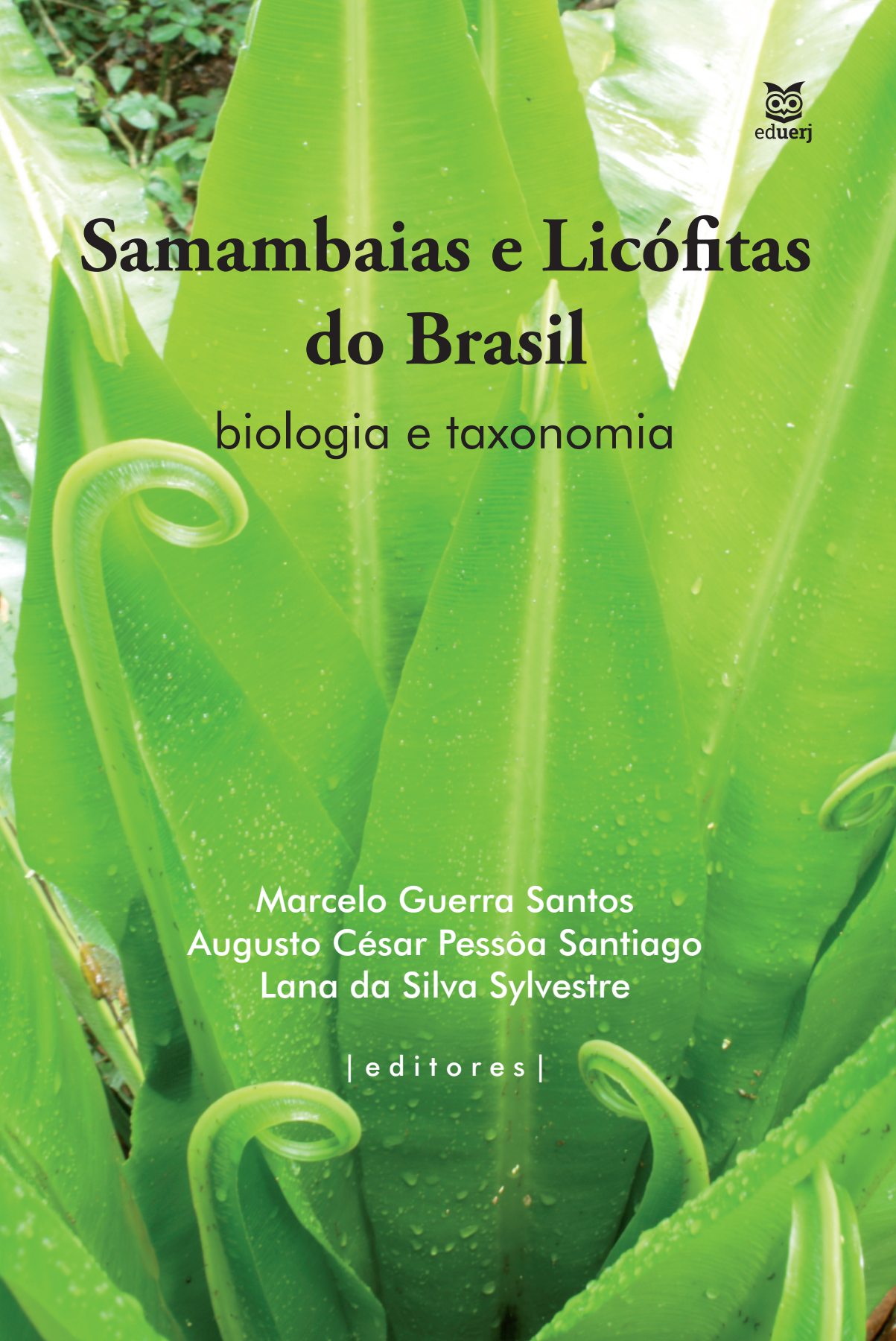


eduerj

Samambaias e Licófitas do Brasil

biologia e taxonomia

Marcelo Guerra Santos
Augusto César Pessôa Santiago
Lana da Silva Sylvestre

| editores |

Samambaias e licófitas do Brasil: Biologia e taxonomia

Marcelo Guerra Santos
Augusto César Pessôa Santiago
Lana da Silva Sylvestre
(eds.)

SciELO Books / SciELO Livros / SciELO Libros

SANTOS, M. G., SANTIAGO, A. C. P., and SYLVESTRE, L. S., eds. *Samambaias e licófitas no Brasil*: Biologia e taxonomia [online]. Rio de Janeiro: EDUERJ, 2023, p. 536. ISBN: 978-85-7511-584-8. https://doi.org/10.7476/9788575115848

All the contents of this work, except where otherwise noted, is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International license.

Todo o conteúdo deste trabalho, exceto quando houver ressalva, é publicado sob a licença Creative Commons Atribição 4.0.

Todo el contenido de esta obra, excepto donde se indique lo contrario, está bajo licencia de la licencia Creative Commons Reconocimento 4.0.

Samambaias e licófitas do Brasil
biologia e taxonomia

UNIVERSIDADE DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO

Reitor
Mario Sergio Alves Carneiro

EDITORA DA UNIVERSIDADE DO
ESTADO DO RIO DE JANEIRO

Conselho Editorial

João Feres Júnior (presidente)
Henriqueta do Coutto Prado Valladares
Hilda Maria Montes Ribeiro de Souza
Italo Moriconi Junior
José Ricardo Ferreira Cunha
Katia Regina Cervantes Dias
Lucia Maria Bastos Pereira das Neves
Luciano Rodrigues Ornelas de Lima
Maria Cristina Cardoso Ribas
Tania Maria Tavares Bessone da Cruz Ferreira
Aníbal Francisco Alves Bragança (EdUFF)

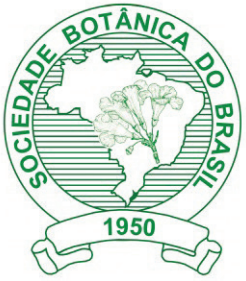
Samambaias e licófitas do Brasil
biologia e taxonomia

Marcelo Guerra Santos
Augusto César Pessôa Santiago
Lana da Silva Sylvestre
Editores

eduerj

Rio de Janeiro
2023

Este livro foi idealizado e organizado pelo Núcleo de Pteridologia da Sociedade Botânica do Brasil



Copyright © 2023, EdUERJ.
Todos os direitos desta edição reservados à Editora da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. É proibida a duplicação ou reprodução deste volume, ou de parte do mesmo, em quaisquer meios, sem autorização expressa da editora.

EdUERJ
Editora da UNIVERSIDADE DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
Rua São Francisco Xavier, 524 – Maracanã
CEP 20550-013 – Rio de Janeiro – RJ – Brasil
Tel./Fax.: 55 (21) 2334-0720 / 2334-0721
www.eduerj.uerj.br
eduerj@uerj.br

Editor Executivo	João Feres Júnior
Coordenadora Administrativa	Elisete Cantuária
Coordenadora Editorial	Silvia Nóbrega de Almeida
Coordenador de Produção	Mauro Siqueira
Coordenador de Revisão	Elmar Aquino
Assistente Editorial	Thiago Braz
Assistente de Produção	João Martorelli
Revisão	Morgana Pessoa
	Elmar Aquino
Capa	Márcia Gateira
Projeto Gráfico e Diagramação	Emilio Biscardi

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ/REDE SIRIUS/NPROTEC

S187 Samambaias e licófitas no Brasil: Biologia e taxonomia / Editores: Marcelo Guerra Santos, Augusto César Pessôa Santiago, Lana da Silva Sylvestre – Rio de Janeiro: EdUERJ, 2023.
538 p

ISBN 978-85-7511-583-1

1. Samambaia. 2. Fenologia vegetal. I. Santos, Marcelo Guerra. II. Santiago, Augusto César Pessôa. III. Sylvestre, Lana da Silva.

CDU 582.35

Bibliotecária: Thais Ferreira Vieira CRB-7/5302

Apresentação e agradecimentos

O livro aborda aspectos da biologia e da taxonomia das samambaias e das licófitas, duas linhagens de plantas anteriormente tratadas juntas pelo nome de pteridófitas, utilizando os estudos realizados na flora brasileira. A obra está estruturada em capítulos com linguagem de livros-textos acadêmicos e ricamente ilustrada com exemplos da diversidade de samambaias e licófitas tropicais. Desse modo, o livro *Samambaias e licófitas do Brasil: biologia e taxonomia* tem como objetivo preencher uma demanda de literatura em língua portuguesa destinada aos cursos de graduação e pós-graduação em Ciências Biológicas, Botânica e áreas afins. O livro aborda uma pluralidade de temas da pteridologia, sendo eles: morfologia e anatomia do esporófito; desenvolvimento do gametófito; sinopse das famílias e gêneros de samambaias e licófitas no Brasil, as suas relações filogenéticas, de distribuição geográfica e conservação; técnicas de coleta e preservação; ecofisiologia; fenologia; fitoquímica; etnobotânica; e interações com animais.

O esporo do presente livro foi lançado no ano de 2008, durante o 59.º Congresso Nacional de Botânica, na cidade de Natal, Rio Grande do Norte. Nessa mesma ocasião também surgiu a ideia de criação do Núcleo de Pteridologia da Sociedade Botânica do Brasil, efetivado no ano de 2011, durante o 62.º Congresso Nacional de Botânica, na cidade de Fortaleza, Ceará. Nos últimos sete anos (2015-2022), os editores e autores dedicaram-se a produzir esta obra.

Apesar de todos os estresses "bióticos" e "abióticos", o esporo germinou, transformando-se no "frondoso" livro que aqui apresentamos e que só foi possível pelo trabalho coletivo de 41 autores que vêm dedicando-se ao estudo das licófitas e das samambaias no Brasil. Gostaríamos de externar a nossa gratidão aos companheiros autores que acreditaram e nos auxiliaram na construção dessa importante obra da Pteridologia brasileira. Não poderíamos deixar de agradecer aos revisores dos capítulos pelo tempo, dedicação e expertise dispensados ao aprimoramento do presente livro. Agradecemos também ao Yan Nonato Tebaldi pela leitura crítica e

sugestões ao manuscrito. Por fim, o nosso muito obrigado à Sociedade Botânica do Brasil, assim como às comissões organizadoras dos Congressos Nacionais de Botânica pelo apoio e cessão de espaço para os encontros do Núcleo de Pteridologia.

Os Editores

Sumário

Prefácio 11
Paulo G. Windisch

Capítulo 1: Desenvolvimento e diversidade de gametófitos 15
Eliana Akie Simabukuro e Flávia Carolina Lins da Silva

Capítulo 2: Morfologia do esporófito 45
Lana da Silva Sylvestre e Claudine Massi Mynssen

Capítulo 3: Anatomia do eixo vegetativo de samambaias e licófitas 99
Maria Luiza Ribeiro da Costa Ribeiro, Moemy Gomes de Moraes e Ricardo Cardoso Vieira

Capítulo 4: As relações filogenéticas de samambaias e licófitas 119
Thaís Elias Almeida

Capítulo 5: Sinopse das famílias e gêneros de samambaias e licófitas do Brasil 143
Alexandre Salino, Thaís Elias Almeida, Vinicius Antônio de Oliveira Dittrich, Luiz Armando de Araújo Góes-Neto e André Luís de Gasper

Capítulo 6: Considerações sobre distribuição, diversidade e ecologia de samambaias e licófitas 253
Augusto César Pessôa Santiago, Rafael de Paiva Farias, Pedro Bond Schwartsburd, Anna Flora de Novaes Pereira, Lucas Erickson Nascimento da Costa, Sergio Romero da Silva Xavier, Iva Carneiro Leão Barros e Ivo Abraão Araújo da Silva

Capítulo 7: Conservação de samambaias e licófitas no Brasil 297
João Paulo Santos Condack e Augusto César Pessôa Santiago

Capítulo 8: Etnobotânica de samambaias e licófitas: usos e perspectivas de conservação pelo uso 327
Tiago Montagna, Alexandre Siminski, Márcia Patrícia Hoeltgebaum, Andréa Gabriela Mattos e Maurício Sedrez Dos Reis

Capítulo 9: Fenologia de samambaias e licófitas no Brasil: uma abordagem metodológica e ecológica 349
Andressa Müller e Jairo Lizandro Schmitt

Capítulo 10: Ecofisiologia de samambaias 373
Áurea Maria Randi

Capítulo 11: Ecologia química, atividade biológica e identificação molecular de substâncias em samambaias e licófitas no Brasil 401
Marcelo Guerra Santos, Moemy Gomes de Moraes, Selma Ribeiro Paiva, Leandro Rocha, Rafael Garrett, Fabiana Regina Nonato, Alphonse Kelecom

Capítulo 12: Interações ecológicas das samambaias e licófitas com animais 455
Marcelo Guerra Santos e Rafael de Paiva Farias

Capítulo 13: Técnicas de coleta, herborização e montagem de exsicatas para samambaias e licófitas 491
Marcio Roberto Pietrobom, Francisco de Paula Athayde Filho, Jeferson Miranda Costa, Rozijane dos Santos Fernandes, Sebastião Maciel e Maria Goreti Coelho de Souza

Editores 527

Os autores 529

Pareceristas e revisores científicos 535

Prefácio

Periodicamente, surgem obras que retratam o estado da arte da Pteridologia (peço vênia para usar o termo tradicional para o estudo das plantas vasculares sem sementes) que, ao mesmo tempo, são marcos para novas fases de seu próprio desenvolvimento. Assim, por exemplo, em 1938, foi editado por F. Verdoorn o *Manual of Pteridology*, com capítulos sobre os mais diversos enfoques, inclusive pioneiros, como Ecologia dos representantes tropicais. Considerando tempos mais recentes, em 1970, A. F. Dyer editou o livro *The experimental Biology of Ferns*; em 1973, A. C. Jermy et al. editaram *The phylogeny and classification of the ferns*; em 1995, por J. H. Camus et al. *Pteridology in Perspective* (resultante do simpósio homenageando R. Holttum); e, em 2010, por Mehltreter et al., *Fern Ecology*, apenas citando alguns exemplos. Todos, além de sínteses e resenhas contidas nos diferentes capítulos escritos por renomados especialistas, contribuíram com suas informações para o conhecimento da Pteridologia e, sobretudo, estimularam novos projetos de pesquisa em diferentes áreas.

O presente trabalho surge em um momento oportuno em que a Pteridologia, no Brasil, atinge um destacado grau de maturidade. Ao mesmo tempo, somos colocados diante da questão sobre quais os rumos a serem seguidos, especialmente no que tange à formação de novos recursos humanos.

Esse interessante grupo vegetal oferece material de pesquisa tanto na fase esporofítica, diploide, quanto na gametofítica, haploide, além de muitas alternativas no processo reprodutivo. Poucos são os grupos vegetais em que uma das fases pode ter distribuição geográfica substancialmente mais ampla, o que lhe garante a perpetuação, mesmo em climas desfavoráveis. A capacidade de dispersão dos esporos a longas distâncias abre interessantes possibilidades para estudos biogeográficos. A interação com insetos, mesmo de espécies tóxicas para muitos animais, também proporciona novos desafios para pesquisa. A morfogênese distinta em diferentes níveis de ploidia oferece a possibilidade de melhor entender a ação

gênica. Ao mesmo tempo, nosso conhecimento sobre a diversidade, reprodução, crescimento e fenologia ainda apresenta muitas incógnitas a serem desvendadas. Os desafios para jovens cientistas são amplos tanto para aqueles mais voltados a pesquisas em laboratórios quanto para aqueles que, com maior espírito de aventura, vão a campo para entender a Biologia e a Ecologia das espécies ou buscar elementos ainda desconhecidos em nossa flora.

A crescente concentração de informações em especialidades distintas, bastante compartimentalizadas, cria o risco da perpetuação do que já existe. Os professores orientadores tendem a utilizar projetos na sua área de especialidade já estabelecida para incluir jovens que os procuram para estágios, especialização ou visando ao progresso na carreira acadêmica.

Novos métodos de trabalho estão sendo rapidamente assimilados e, inclusive, melhorados, graças a uma criatividade inata dos nossos jovens que sabem buscar alternativas quando meios sofisticados não estão disponíveis. Por outro lado, a maturidade de nossa Pteridologia é atestada pela interação de muitos dos autores dos capítulos aqui apresentados com renomados pesquisadores de instituições estrangeiras de primeira linha.

A presente obra começa com um interessante capítulo sobre o desenvolvimento e a diversidade da fase gametofítica, passando para uma análise da estrutura externa e interna dos esporófitos. Em outra abordagem, a obtenção de amostras para estudos florísticos, fitogeográficos e taxonômicos, ou mesmo para a tão importante (e muitas vezes esquecida) preparação de espécimes-testemunho em outros trabalhos, é apresentada com exemplos ilustrados. A clara sinopse das famílias e gêneros de licófitas e samambaias (filicíneas) leva à discussão das relações florísticas e à distribuição dos grupos. Infelizmente, já temos que avaliar e discutir aspectos relativos à conservação de espécies, diante de uma série de táxons ameaçados e até, em alguns casos, considerados provavelmente extintos. Aspectos etnobotânicos e de conservação foram contemplados. Em outros capítulos, a Ecofisiologia, a Fitoquímica e a Fenologia são destacadas, bem como a fascinante interação com animais. Assim, temos um largo espectro de abordagens, refletindo o estado da arte nas pesquisas relativas às samambaias e às licófitas de nossa flora.

A publicação dessas análises e informações oferece, em nosso idioma e em uma linguagem bastante acessível, um menu bastante completo das mais diferentes abordagens hoje exploradas. O conjunto de capítulos é uma síntese da experiência acumulada pelos seus autores, bem como de resultados contidos nos trabalhos referidos no conjunto de textos. Os leitores poderão encontrar não

apenas informações básicas sobre esses grupos taxonômicos, mas também poderão contextualizar pesquisas isoladas em uma perspectiva de conjunto, ao mesmo tempo que jovens interessados poderão explorar interessantes opções para sua formação especializada.

Paulo G. Windisch

Fonte: M. Guerra Santos.

Capítulo 1
Desenvolvimento e diversidade de gametófitos

Eliana Akie Simabukuro
Flávia Carolina Lins da Silva

1. Gametófitos

Quando nos referimos ao ciclo de vida das samambaias, descrevemos, em linhas gerais, a alternância das gerações esporofítica e gametofítica com a predominância de esporófitos perenes e a presença de gametófitos efêmeros. Assim como os esporófitos são classificados em jovens ou adultos, os gametófitos também são subdivididos em filamentoso, planar e sexual. Muitos autores, em estudos de morfologia, preferem utilizar o termo protalo no lugar de gametófito, mantendo as subdivisões filamentoso, planar e reprodutivo ou sexual.

Os gametófitos de espécies homosporadas são estruturas de longa vida e podem requerer anos para atingir a maturidade. Em contraste, os gametófitos de espécies heterosporadas vivem de poucas horas a poucos dias (Rashid, 1976).

Para Nayar e Kaur (1971), gametófito das samambaias é uma estrutura autotrófica, de vida livre definida, com padrão de crescimento e forma de reprodução sexuada. A geração gametofítica começa com a formação dos esporos nos esporângios, passa pela germinação dos esporos e formação de gametófito. Nesta última fase do gametófito, são formados órgãos sexuais ou gametângios, que produzem gametas femininos (oosferas) e masculinos (anterozoides). Após a união dos gametas, inicia-se a geração esporofítica, que produz novos esporângios e esporos.

Provavelmente, o primeiro estudo que detalhou a germinação de esporos de samambaias foi realizado por Morison, em 1699, e a primeira descrição detalhada do desenvolvimento do gametófito dessas plantas foi conduzida por Kaulfuss, em

1827 (Nayar e Kaur, 1971). Visto que a germinação é um termo usado para designar a passagem de baixa para alta atividade metabólica, antes do crescimento "real" em termos de alongamento ou divisão celular (Taiz et al., 2017), há dificuldade em estabelecer o limite entre o final da germinação e o início do desenvolvimento de uma nova planta a partir de esporos ou sementes. Para tanto, diferentes autores determinam esse limite pela protrusão rizoidal ou radicular ou emergência de protonema ou plântula, que pressupõe divisão celular e crescimento de estruturas.

Em geral, os esporos são produzidos, dispersos (dispersão primária e secundária) e iniciam embebição logo após fixação no substrato (figura 1). Reativado o metabolismo, a divisão celular polar ou assimétrica ocorre, resultando em uma célula rizoidal e uma célula protalial (Raghavan, 1989). O processo segue com o alongamento e a protrusão da célula rizoidal, que caracteriza a germinação. A célula rizoidal é aclorofilada, alongada e estreita, especializada para ancorar no substrato e absorver água e nutrientes do meio (figuras 2 e 3). Segundo Banks (1999), as células rizoidais nunca se dividem. Em espécies com esporos aclorofilados, a célula protalial é isodiamétrica, diferenciando cloroplastos somente quando exposta à luz (figura 3). Já em esporos clorofilados, há a migração dos cloroplastos para a célula protalial durante a divisão polar, mantendo a protrusão do rizoide aclorofilado. A célula protalial alonga-se, emerge da exina e passa por sucessivas divisões mitóticas, formando o gametófito filamentoso (figura 4). Uma ou mais células do filamento se diferenciam em célula meristemática para produzir o meristema pluricelular, que dará início à forma planar, seguido da forma bidimensional ou laminar (figura 5). A partir da forma espatulada, alas são formadas, e o crescimento simétrico ou assimétrico resultará no gametófito cordiforme (figuras 6-8). Finalizado o crescimento planar, algumas áreas podem tornar-se pluricelulares. A formação dos gametas corresponde à fase final do desenvolvimento dos gametófitos. Em muitas espécies homosporadas, apesar do gametófito ser hermafrodita ou bissexual, primeiramente ocorre a produção de anterídios (gametângios masculinos), seguidos de arquegônios (gametângios femininos), processo conhecido como protandria. Como consequência dessa sequência de formação dos anterídios e arquegônios, Raghavan (1989) ressaltou que as estruturas podem estar presentes apenas na região central ou serem distribuídos pela superfície, em uma ou nas duas faces. Essa distribuição caracteriza estratégia para favorecer fertilização intergametofítica.

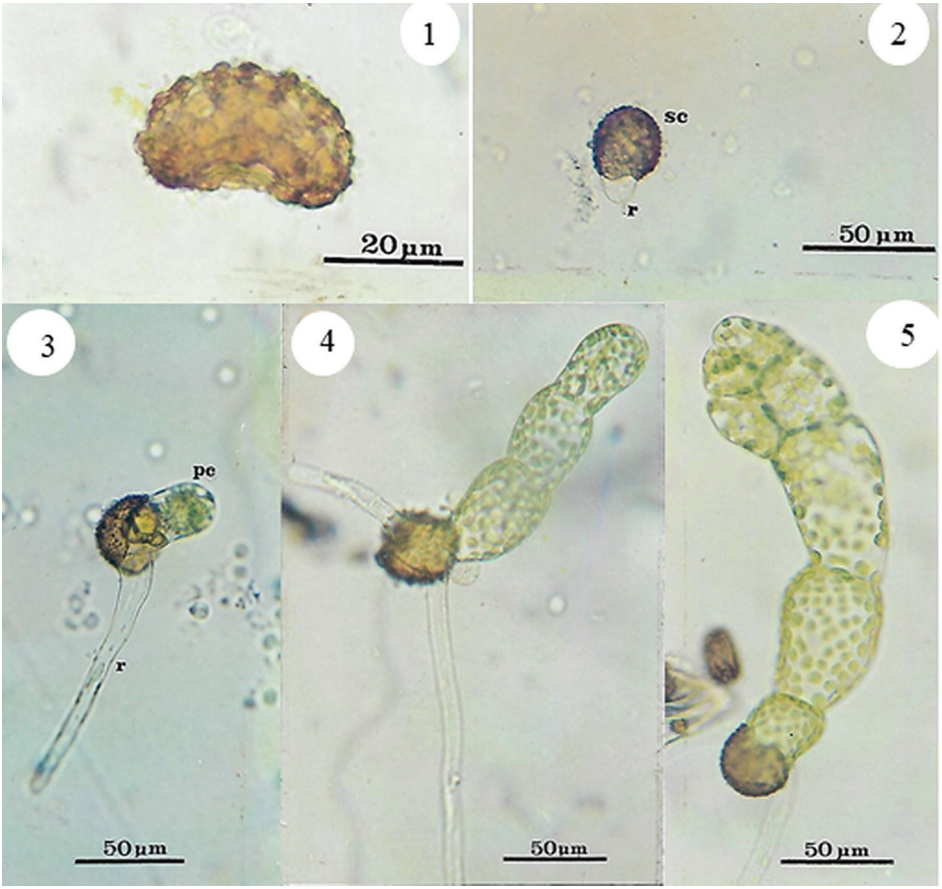
Assim como em angiospermas, a germinação pode ocorrer ainda na planta-mãe. O desenvolvimento das plântulas, no caso dos gametófitos, antes da dispersão, é conhecido como viviparidade. Essa estratégia de reprodução proporciona

maior probabilidade de sobrevivência, uma vez que a estrutura já estabeleceu metabolismo que confere maior tolerância às condições estressantes. A estratégia mais conhecida em samambaias é a alta produção de esporos com dispersão em períodos favoráveis de estabelecimento.

A classificação mais utilizada para germinação de esporos de samambaias separa os tipos: *Ceratopteris*, *Lygodium*, *Vittaria*, *Osmunda*, *Dicksonia*, *Gleichenia*, *Hymenophyllum*, *Mecodium* e *Trichomanes* (Raghavan, 1989). Essa classificação foi baseada em Nayar e Kaur (1971), que consideraram o plano de divisão celular e a direção do crescimento do rizoide primário (figura 9). Os autores citam que germinação amorfa é rara e restrita a alguns dos grupos mais basais. Inicialmente, a classificação de germinação de Momose (1942) separava o processo, segundo o plano de divisão celular, nos tipos: centrífuga, centrípeta ou tangencial.

A figura 10 ilustra os tipos de desenvolvimento inicial de gametófitos propostos por Nayar e Kaur (1971) e baseados nas diferenças entre: a) sequência de divisão celular; b) região em que é estabelecido o meristema e c) resultado da forma adulta. Os tipos de desenvolvimento são: *Adiantum*, *Aspidium*, *Ceratopteris*, *Drynaria*, *Kaulinia*, *Marattia* e *Osmunda*. Uma nova classificação de tipos de desenvolvimento de gametófitos planares foi proposta por Imaichi (2013), considerando a combinação dos meristemas basal, marginal e multicelular. São reconhecidos os tipos *Lygodium*, *Elaphoglossum*, *Anemia, Colysis* e *Vittaria* (figura 11).

Figuras 1-5: Padrão de germinação e desenvolvimento do gametófito de *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott. 1 – Esporo. 2 – Início da germinação. 3 – Célula protalial. 4 – Fase filamentosa. 5 – Gametófito espatulado (15dias). (r = rizoide, pc. = célula protalial, sc. = exina).

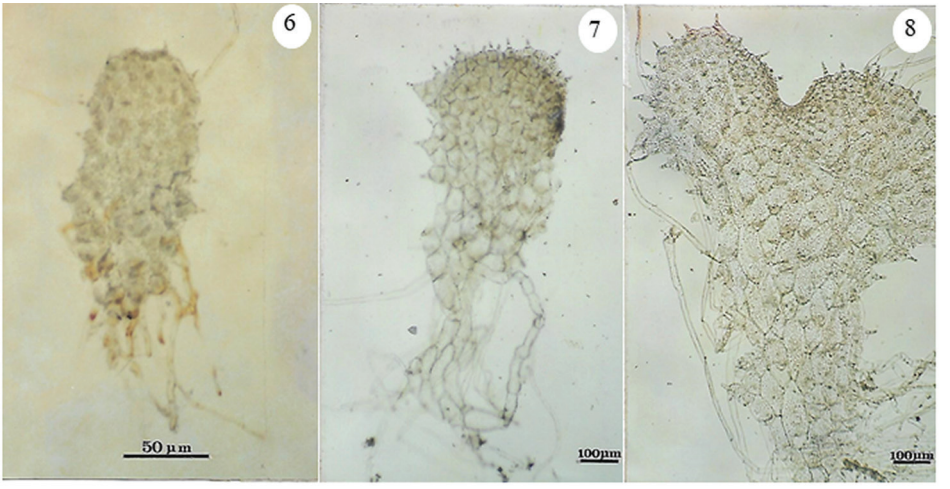


Fonte: Silva, F.C.L. e Simabukuro, E.A.

A forma adulta do gametófito das samambaias, amplamente difundido em materiais didáticos, é a cordiforme (tipo cordado), lembrando um coração com duas alas desenvolvidas. Caso não haja a diferenciação de célula meristemática para estabelecimento da fase bidimensional, a estrutura continua na forma filamentosa com crescimento indefinido em filamento unisseriado e ramificado, desprovido de órgãos sexuais e rizoides laterais (tipo filamentoso). Gametófitos de *Psilotum*, *Lycopodium*, Hymenophyllaceae e Pteridaceae vitarióides podem

apresentar filamentos com estruturas especiais de propagação vegetativa, as gemas (Rashid, 1976). Os tipos em fita (*ribbon-like*) e tira (*strap-like*) estabelecem região meristemática e crescimento planar. No caso do tipo fita, o talo cresce lentamente, as células são espessas, planas e dorsiventrais. A estrutura perene tem crescimento indefinido com ramificações laterais. A estrutura tipo tira também é alongada e estreita que se difere por não apresentar ramificação. Nayar e Kaur (1971) consideraram esse último caso como forma intermediária entre cordiforme e fita, que apresentam células alongadas, mantendo uma região central definida. Em outro extremo de padrão de crescimento, encontramos o tipo tubérculo ou tuberoso. Trata-se de estrutura perene, usualmente subterrânea, com forma irregular, próxima de cilindro. O crescimento é muito lento, formado por células espessas e parenquimatosas (Nayar e Kaur, 1971). Os gametófitos subterrâneos, tuberosos, resultado de esporos fotoblásticos negativos, são aclorofilados e micorrízicos (Rashid, 1976). A formação desse tipo em Lycopodiaceae e a associação com fungos têm sido propostas desde o século XIX (Rimgailė-Voicik e Naujalis, 2016).

Figuras 6-8: Desenvolvimento de gametófito de *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott. 6 e 7 forma espatulada; 8 – Gametófito cordiforme tricomado.

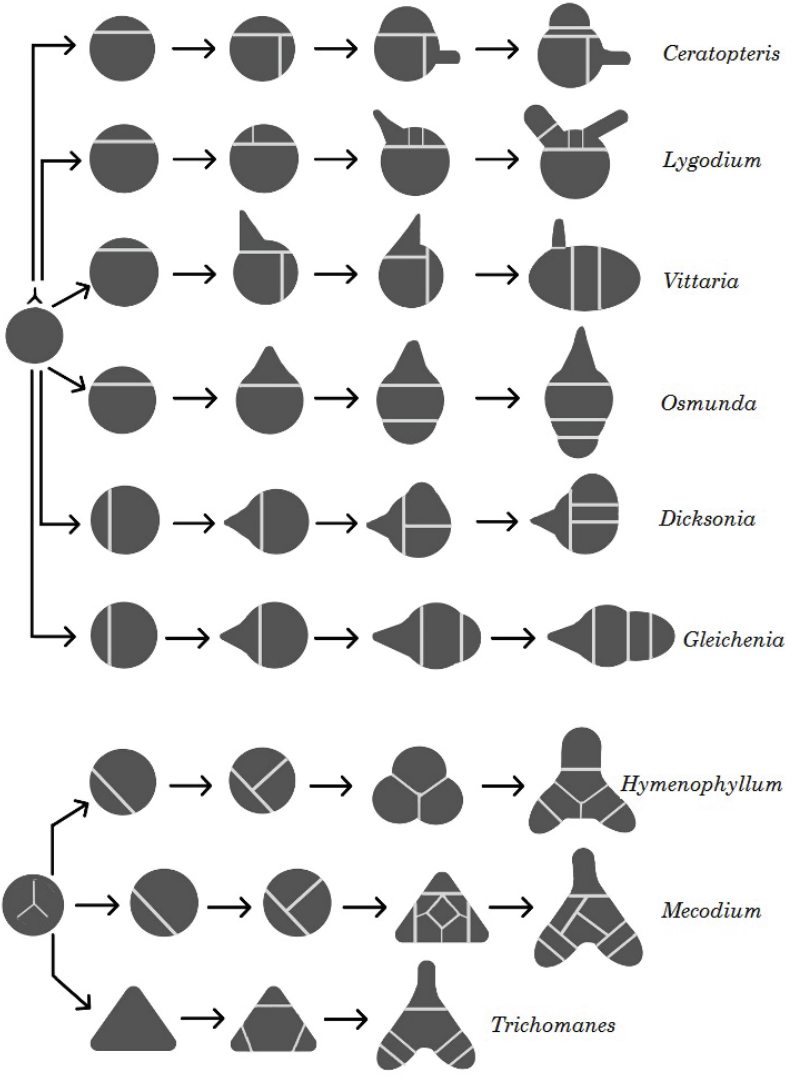


Fonte: Simabukuro, E.A. e Silva, F.C.L.

As descrições apresentadas até aqui consideram condições adequadas de cultivo ou observações em campo dos gametófitos de licófitas e samambaias. Oscilações de fatores ambientais, como luz, tipo de substrato, disponibilidade hídrica, tempe-

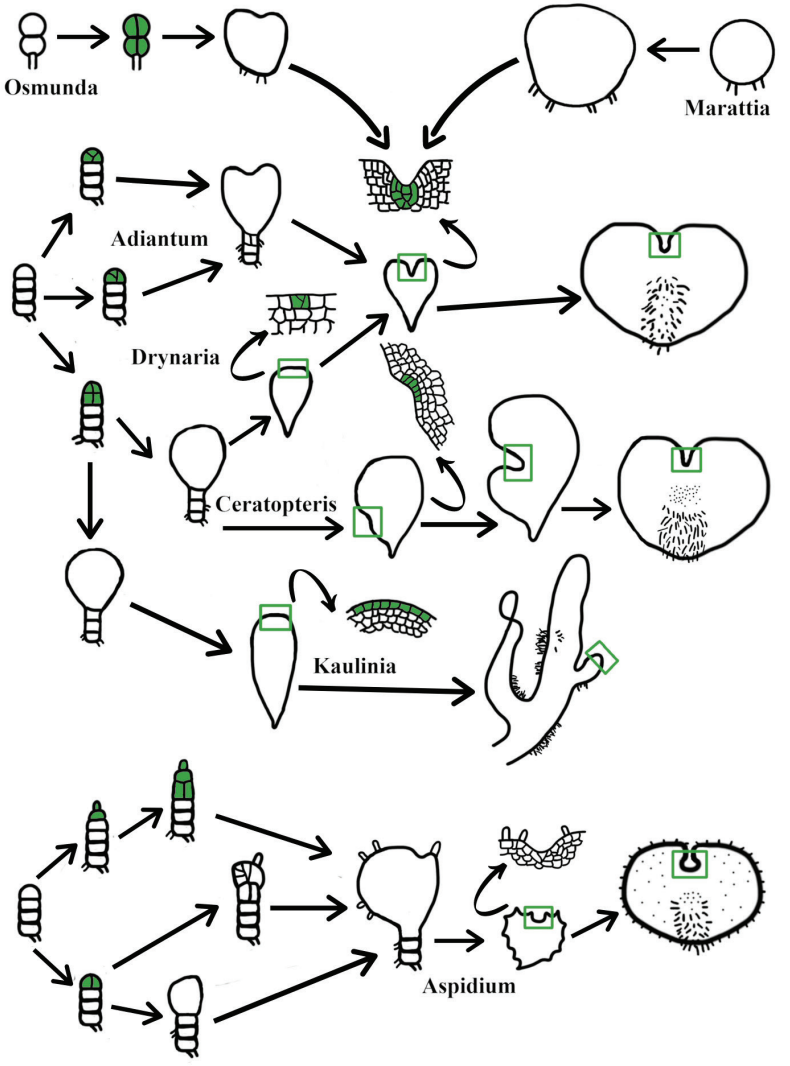
ratura ou nutrição mineral, podem atrasar ou alterar o padrão de desenvolvimento dos gametófitos. Da mesma forma, esporos armazenados por longos períodos, com baixa qualidade de reservas, também podem apresentar padrões de desenvolvimento anômalos quando comparados a esporos recém-produzidos em campo.

Figura 9: Representação esquemática do padrão de germinação de esporos de samambaias homosporadas



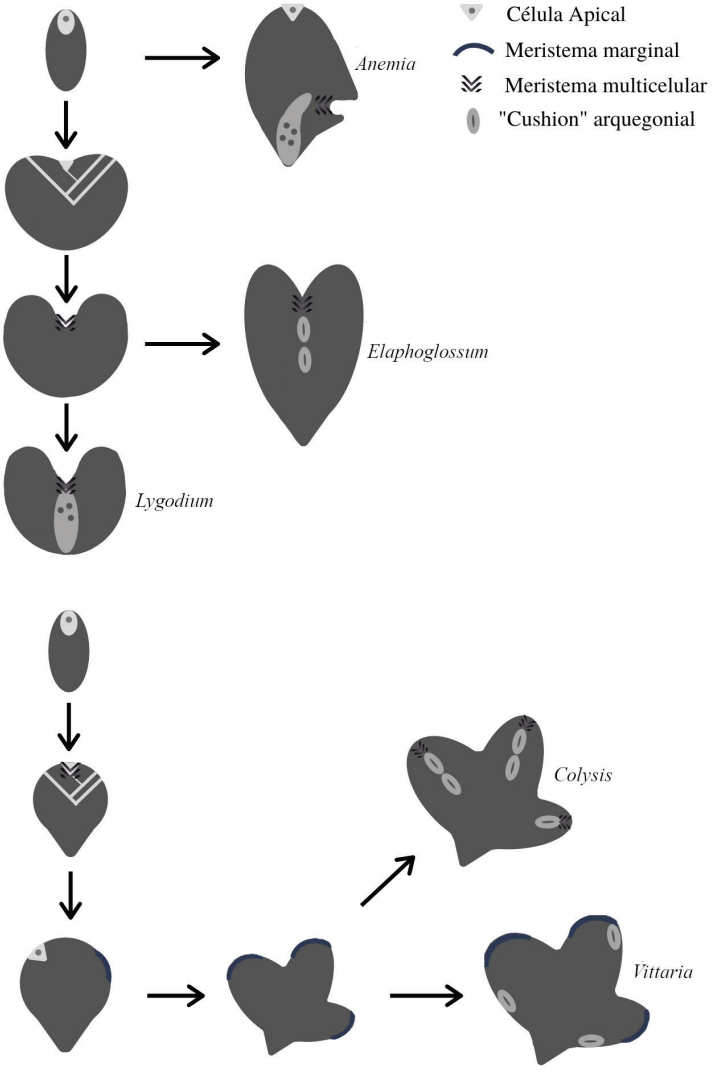
Fonte: adaptado de Raghavan (1989).

Figura 10: Representação esquemática dos tipos de desenvolvimento de gametófitos em espécies homosporadas



Fonte: adaptado de Nayar e Kaur (1971).

Figura 11: Representação esquemática de cinco tipos de desenvolvimento de gametófitos de samambaias homosporadas



Fonte: adaptado de Imaichi (2013).

2. Crescimento filamentoso e estabelecimento do gametófito

2.1. Efeito do substrato

Os esporos, assim como as sementes, apresentam reservas lipídicas (corpos lipídicos), proteicas (grânulos proteicos) e/ou carboidratos (grãos de amido) que podem ser alteradas (quantidade e/ou qualidade) durante a dispersão e o armazenamento. Essas substâncias são responsáveis pela manutenção do metabolismo durante a dispersão ou dormência e fornecimento de energia para as primeiras divisões celulares. Assim, a germinação e os primeiros dias de vida dos gametófitos podem ocorrer somente em água (i.e., sem adição de macro e micronutrientes). Essas etapas estão garantidas pela respiração das reservas até que seja estabelecida a fotossíntese (gametófitos fotossintetizantes) ou a simbiose (gametófitos micorrízicos). No entanto, mantidos por longo tempo em substratos sem nutrientes, o desenvolvimento fica comprometido, com o aparecimento de sintomas de deficiência nutricional. O substrato areia acrescido apenas de água destilada induziu a manutenção de gametófitos filamentosos em *Blechnum brasiliense* Desv. [*Neoblechnum brasiliense* (Desv.) Gasper & V.A.O. Dittrich] e *B. occidentale* L.

O tipo de substrato pode causar anomalias do tipo gametófito anão quando não tiverem condições adequadas ao seu desenvolvimento (Klekowski, 1969; Nayar e Kaur, 1971). Baixo teor de reserva nos esporos (e.g., longo período de armazenamento) pode antecipar o aparecimento desses sintomas. Em *Pteris vittata* L., há a formação de dois rizoides gêmeos e a ausência de célula protalial quando mantidos em água destilada ou com deficiência de nutrientes minerais (Kato, 1964). A ausência de fósforo leva à formação de gametófitos de cor verde claro a transparente (Schwabe, 1951).

Sheffield et al. (2001) discutem como o uso de solução nutritiva solidificada com ágar é um procedimento muito comum, mas pode ser considerado desvantajoso, pois pode ser tóxico para plantas e interferir na expressão sexual ou na velocidade de desenvolvimento. Em cultura de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, a adição de ágar foi importante para induzir o crescimento bidimensional. Em cultura por 14 dias, meio de Moore, o percentual de gametófitos planares foi cerca de três vezes o valor de cultura líquida. Os gametófitos em cultura líquida passaram a crescimento bidimensional quando houve adição de açúcar.

Adição de açúcares ao meio de cultura é uma prática que pode favorecer o crescimento inicial dos gametófitos em diferentes graus entre as espécies (Ragha-

van, 1989). Ausência de açúcares em meio de cultura pode resultar em redução da biomassa seca dos gametófitos nos primeiros dias de desenvolvimento, como observado em *Dicksonia sellowiana* Hook, por Renner e Randi (2004). O efeito da sacarose em gametófitos fotossintetizantes, sob baixa intensidade luminosa, foi positivo, levando à formação de células prismáticas grandes. Sem adição de sacarose, a baixa taxa fotossintética resulta em células alongadas com estruturas menos desenvolvidas (Miller e Miller, 1961). Gametófitos de espécies micorrízicas mantidos em condições assépticas (sem micorrizas), no escuro e com solução nutritiva formaram poucas células. A promoção do crescimento foi observada em gametófitos de *Botrychium*, com adição de 2 a 4% de açúcar solúvel (sacarose, glicose ou manose), suprindo as necessidades de compostos orgânicos, papel dos fungos endofíticos descrito, já em 1911, por Campbell (Whittier, 1984). A sacarose promoveu aumento do número de células em *Platycerium bifurcatum* (Cav.) C. Chr. (Camloh, 1993), mas inibiu em *Osmunda regalis* L. (Fernandes et al., 1997). A transição de fase filamentosa a bidimensional dos gametófitos de *Pteris vittata* foi fortemente influenciada pela interação da disponibilidade de açúcares solúveis e sua atuação osmótica (Kato, 1964). A concentração de sacarose foi determinante nos gametófitos planares de *Pteris tripartita* Sw. quanto ao comprimento e à largura, além do número e do comprimento dos rizoides, sendo os melhores valores entre 40-50.L^{-1} (Ravi et al., 2014).

Com relação a outros açúcares, o amido solúvel a 0,5% promoveu o crescimento bidimensional de gametófitos de *Botrychium*, mas, a 2%, manteve o crescimento filamentoso. Manitol promoveu aumento da porcentagem de gametófitos que permaneciam filamentosos. O desenvolvimento planar foi promovido também por dextrose, mas inibido por xilose. A galactose mostrou-se tóxica, antecipando a morte dos gametófitos (Whittier, 1984).

É importante ter a atenção ao processo de esterilização do meio de cultura, pois, em muitos casos, o açúcar promove a proliferação de contaminantes e, assim, a prática terá resultado contrário de inibição da germinação e do crescimento. Caso não haja inibição da germinação, a contaminação bacteriana pode levar à formação de células globosas e pouco clorofiladas. Essa forma globosa permanece durante o crescimento bidimensional, não apresentando forma laminar ou cordiforme (Sheffield et al., 2001).

Proteínas e lipídios também são reservas utilizadas nas primeiras divisões celulares. As mudanças ocorrem durante a respiração, resultando na redução dos números e tamanhos dos grânulos proteicos e corpúsculos lipídicos nas células ini-

ciais do gametófito (Fraser e Smith, 1974). Por outro lado, é na fase de crescimento e desenvolvimento que ocorre produção e, consequentemente, aumento na taxa de síntese proteica (Hotta e Osawa, 1958). Essa síntese proteica permanece por toda a fase de crescimento dos gametófitos, do estádio filamentoso a planar, porém diferindo na qualidade dos compostos proteicos formados (Raghavan, 1989).

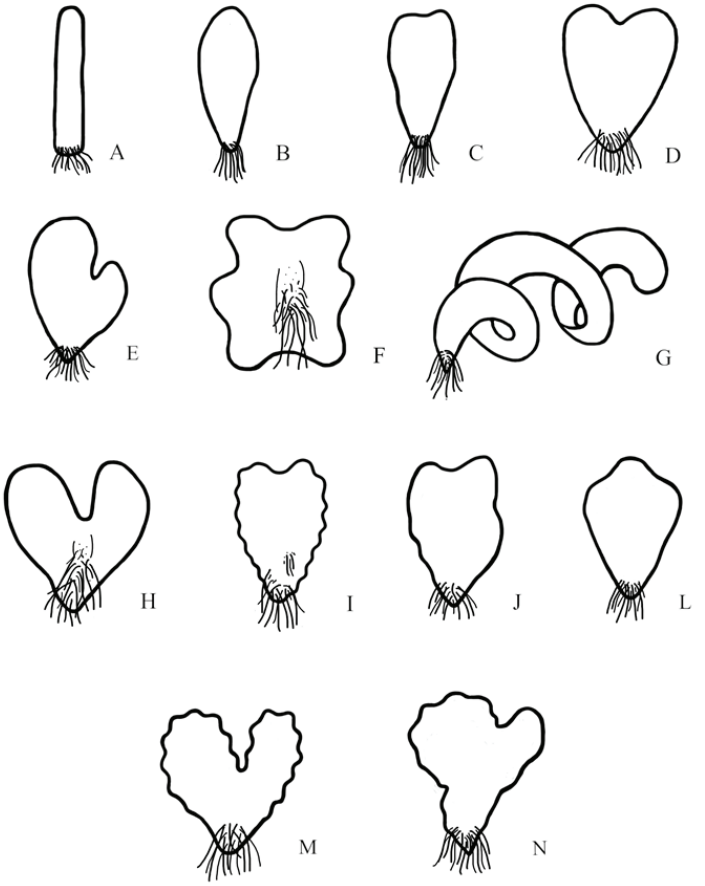
O ajuste do pH, no preparo de soluções nutritivas, ocorre em valores próximos a 5,5 para maior disponibilidade dos elementos essenciais (Taiz et al., 2017). O fator pH atua como forte regulador das atividades metabólicas e restritivo para a germinação de esporos. Para o desenvolvimento de gametófitos, Rechenmacher et al. (2010) compararam o efeito do pH de 4,0 a 7,0 em gametófitos de *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin e identificaram o pH 7,0 como prejudicial, atrasando o desenvolvimento. Para *Pteris tripartita*, por outro lado, comparando os pHs de 3,7 a 7,7, os gametófitos planares com mais e maiores rizoides foram observados nos valores de pH entre 5,7 e 6,7 (Ravi et al., 2014).

O estabelecimento dos gametófitos sobre os substratos, seja no campo ou nos experimentos laboratoriais, depende não somente da constituição química, mas também da textura e da consistência utilizada. Por exemplo, a concentração de ágar em solução nutritiva determinará o grau de penetração dos rizoides e, assim, a eficiência de absorção dos nutrientes. O tamanho das partículas do solo, de arenoso a argiloso, também direcionará as diferentes morfologias e/ou velocidades de crescimento do gametófito. Em casos de solo rico em serapilheira, os esporos dispersos podem fixar-se em diferentes níveis das partículas orgânicas que apresentam condições microclimáticas diferentes (principalmente variação de luz), e essas condições induzem à variação morfológica dos gametófitos. No estudo realizado com solos de duas matas do estado de Pernambuco, foi observada uma grande variação morfológica de desenvolvimento dos gametófitos (figura 12). Devido a essa dificuldade de identificação dos gametófitos no seu estádio inicial, estudos de bancos de esporos e estabelecimento de gametófitos frequentemente agrupam as estruturas em tricomados (T^+) e não tricomados (T^-) (Dyer e Lindsay, 1992; Simabukuro et al., 1998).

A presença ou a ausência de tricomas é um caráter importante para a identificação de espécies de samambaias, tanto nos esporófitos quanto nos gametófitos (Dyer, 1994; Duckett et al., 1996). A formação de tricomas está presente na fase inicial de crescimento planar em *Platycerium* (Pérez-García et al., 2010), *Cyathea microdonta* (Desv.) Domin, *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott *e Blechnum brasiliense* (observações pessoais). Inicialmente, os tricomas são

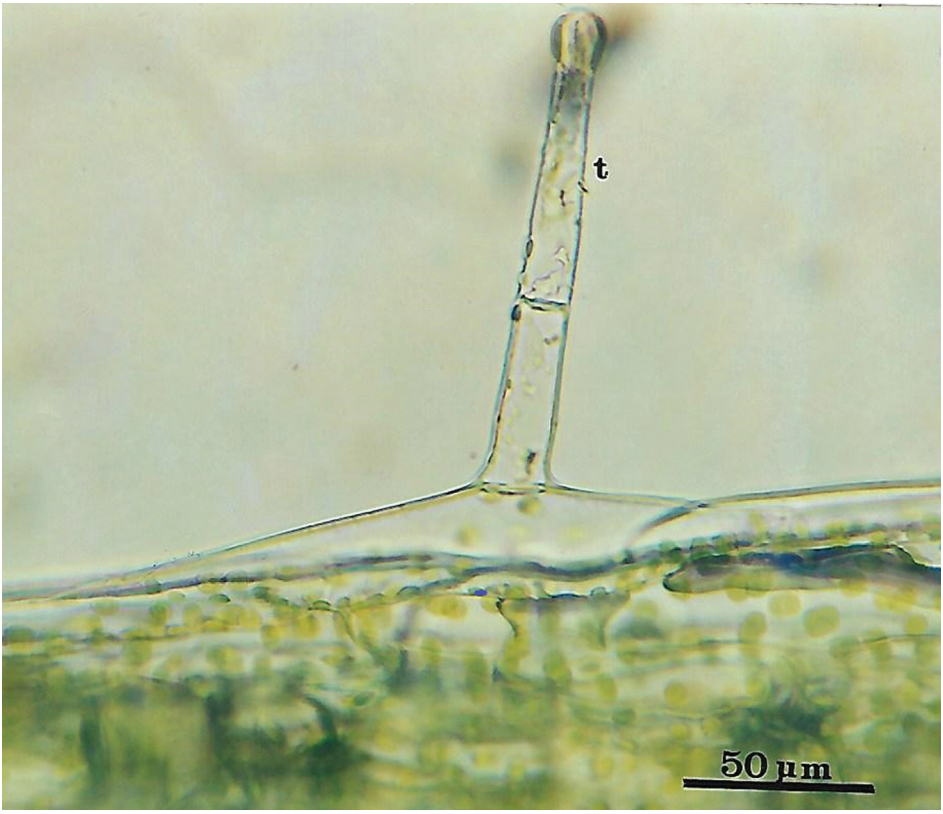
glandulares, unicelulares e marginais, podendo diferenciar-se em multicelulares (figura 13) quando o gametófito atinge a maturidade (Pérez-Garcia et al., 2010). Ao estudar sete espécies de Thelypteridaceae, Leon et al. (2008) discute que todo táxon apresenta gametófito com tricoma unicelular capitado. O desenvolvimento inicia com uma célula abundantemente clorofilada que degenera e se torna glandular, secretando uma substância cerosa.

Figura 12: Morfotipos de gametófitos presentes em solos da superfície das matas da Azuada e da Reserva, no Município de Bonito (PE)



Fonte: Silva, F.C.L. e Simabukuro, E.A.

Figura 13: Tricoma em gametófitos de *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott. t. tricoma glandular



Fonte: Silva, F.C.L e Simabukuro, E.A.

2.2. Efeito da temperatura

As variações microclimáticas de umidade, luminosidade (*sunflecks*) e temperatura ao longo do dia são limitadores do desenvolvimento do gametófito e, até, mesmo, indutores de alta mortalidade (Ranal, 1983). Nessas situações, Rimgailė-Voicik e Naujalis (2016) comentam que os gametófitos subterrâneos apresentam vantagens por estarem em condições mais uniformes e estáveis, tamponados pelo solo e podem ser encontrados nas proximidades das bordas de florestas.

A susceptibilidade do gametófito à baixa temperatura, mesmo para espécies de região temperada, é discutida por Sato e Sakai (1980). Segundo os autores, em muitas espécies, os novos gametófitos são formados a partir de gemas e rizomas

dos indivíduos sobreviventes. A habilidade de sobreviver às baixas temperaturas foi descrita em 1985 por Farrar (*Vittaria lineata* (L.) Sm. e *V. graminifolia* Kaulf.), próximo de -10ºC. Quando comparado o efeito da baixa temperatura em esporo e gametófito, Marcon et al. (2014) demonstraram que esporos que passaram por baixa temperatura promoveram o desenvolvimento dos gametófitos mais rapidamente, resultando em maior percentual da forma laminar.

O estudo de cultura sob temperatura constante indica a temperatura ideal de 25ºC para a maioria dos gametófitos de samambaias. Altas temperaturas atuam inibindo já no processo inicial de germinação. Os esporos que conseguem germinar em alta temperatura produzem gametófitos pequenos, de crescimento lento e sem formação de gametas. *Dryopteris pseudomas* (L.) Schott cultivado a 27,5ºC produziram gametófitos filamentosos ramificados (Dyer, 1979). Comparando as temperaturas de 25 e 30ºC em gametófitos de *Gleichenella pectinata* (Willd.) Ching, a maior temperatura promoveu redução significativa no número de rizoides (Santos, 2010). Em *Pteris vittata* cultivada a 20, 25 e 30ºC, os gametófitos permaneceram pequenos a 30ºC e não formaram gametas nem esporófitos até 180 dias de cultivo. Comparando 20 e 25ºC, a formação de gametófitos foi mais rápida a 25ºC (aproximadamente, a metade do tempo), e o diâmetro foi o dobro (Wan et al., 2010).

2.3. Efeito da luz

Ranal (1983) discutiu que tanto a qualidade do espectro de luz como a sua intensidade influenciaram muito o processo de germinação dos esporos e os demais estádios de desenvolvimento dos gametófitos, até a produção de gametângios. A autora, estudando *Polypodium hirsutissimum* Raddi [*Pleopeltis hirsutissima* (Raddi) de la Sota], *P. squamulosum* Kaulf. [*Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota], *P. latipes* Langsd. et Fisch [*Serpocaulon latipes* (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm.] e *Pteris denticulata* Sw., também observou que a luz não direcionada promoveu fototropismo positivo, bem acentuado na curvatura característica dos gametófitos.

Diferentemente das angiospermas, as citocininas não induziram a formação de cloroplastos no escuro, e sua função é mediar a fotomorfogênese (Spiro et al., 2004). Gametófitos de *Ceratopteris richardii* Brongn. mantidos no escuro por 8-11 dias apresentaram relação comprimento: largura de 17:1, que reduz para 7:1 com a adição de citocininas (30-500nM de BAP). A resposta à aplicação exógena

de citocinina varia conforme a concentração; baixos valores induziram a redução do alongamento celular promovido no escuro, o que aumenta a divisão periclinal de células abaixo do meristema para formação de rizoides.

Na figura 14 é possível observar que a redução da intensidade luminosa promoveu a redução da velocidade de desenvolvimento dos gametófitos, permanecendo na fase filamentosa quando mantidos em locais com 50% de luminosidade. Para *Pteris vittata*, a transferência de baixa para alta intensidade luminosa levou ao aumento da área, do número de células e da relação volume núcleo/célula, e forte conexão com a atividade de crescimento celular (Ootaki, 1965). Johnson et al. (2000), estudando populações de gametófitos e esporófitos de *Trichomanes speciosum* Willd., observaram os gametófitos com adaptações para crescimento sob baixa intensidade luminosa, inferior aos esporófitos. A espécie é característica de locais de baixa luminosidade, como barrancos, cavernas e vales. Gametófitos foram encontrados em locais com menos de 1 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ por, aproximadamente, 85% do período de luz; e, em grande parte, a luminosidade foi inferior a 0,01% da luz plena. Nenhuma outra espécie vegetal foi encontrada crescendo nos locais ocupados pelos gametófitos, o que demonstra uma adaptação fisiológica a essas condições. Os autores também comentaram que a saturação na taxa fotossintética de gametófitos e esporófitos de *Trichomanes speciosum*, em geral, é menor que em outras espécies de samambaias. A relação clorofila a/b difere entre os gametófitos e esporófitos, demonstrando a adaptação dos esporófitos à sombra. O tamanho do sistema antena foi também outra forma de detecção de adaptação. Além disso, a taxa de respiração também é baixa. A habilidade de sobreviver indefinidamente na forma vegetativa é novamente um exemplo de tolerância à sombra.

A ramificação de gametófitos, filamentosos ou planares, pode ser induzida por vários fatores, como a mudança de condições de luz. Ootaki (1965) relatou a ramificação quando gametófitos foram transferidos de baixa para alta intensidade luminosa, ou quando estiveram sob luz vermelha ou no escuro e foram transferidos para luz branca, e comentou que, seja qual for a condição, a ramificação ocorrerá pelo desaparecimento do gradiente ápice-base da atividade fisiológica.

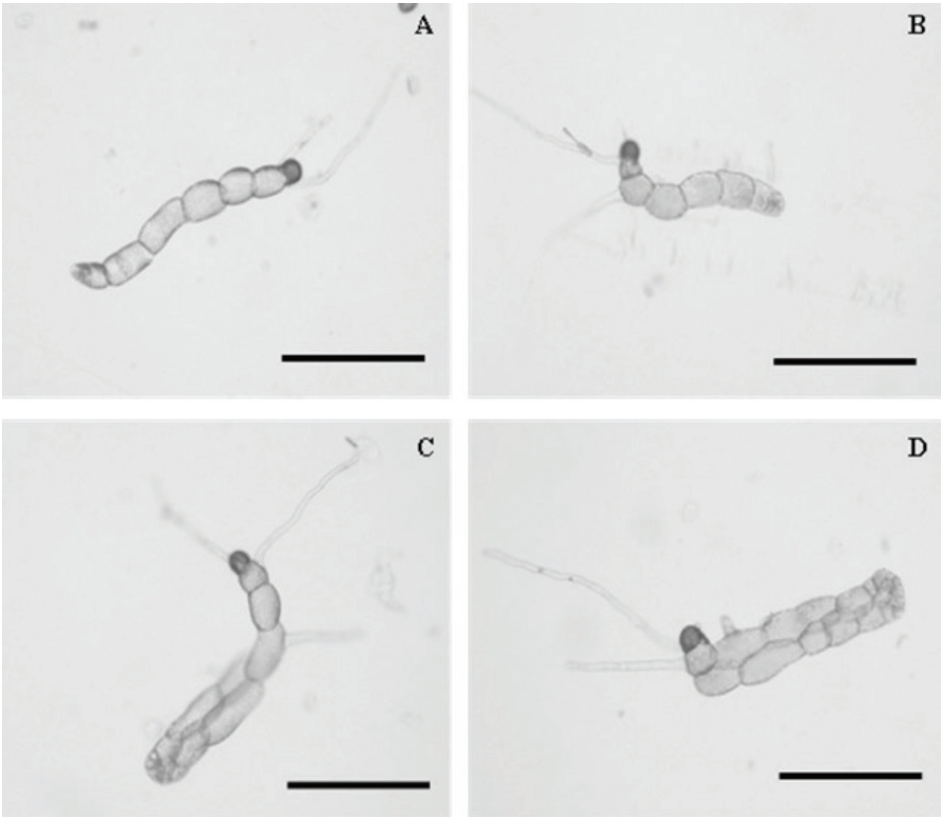
Segundo Duffy et al. (2015), populações de gametófitos de *Hymenophyllum wrightii* Bosch podem apresentar crescimento lento: longa duração com formato de fita ramificada com formação de gemas nas margens. Formam um denso e entrelaçado tapete de pequenas unidades quando mantidos em locais sombreados a escuros.

Espécies cuja germinação dos esporos ocorre no escuro desenvolveram gametófitos aclorofilados, subterrâneos, micorrízicos, com a forma de cenoura. Essa forma tipo II foi descrita para *Lycopodium digitatum* Dill. ex. A. Braun*, L. sitchense* Rupr.*, L. lucidulum* Michx. e *Diphasiastrum* x *habereri* (House) Holub (Whittier, 1981; 2003a; Whittier e Websteer, 1986; Whittier e Britton, 1995). Whittier et al. (2005) descreveram as etapas de desenvolvimento dos gametófitos de *Lycopodium deuterodensum* Herter como inicial, tipo II, *carrot-shaped* seguido pelo desenvolvimento do tipo I, *disk-shaped*. Possuem constrição em forma de anel na região meristemática e desenvolvimento de projeção irregular na superfície da região ventral, onde são formados os gametângios.

Na ausência de luz ou na presença de luz vermelho extremo, alguns gametófitos tendem a continuar na fase filamentosa, não atingindo assim a fase adulta (Rashid, 1976; Dyer, 1979; 1983; Raghavan, 1989; Whittier e Pintaud, 1999). Em geral, a luz vermelha promove a germinação, enquanto a luz azul e a radiação UV inibem a ação promotora de germinação em esporos dormentes, o que indica, além da presença do fitocromo, que há ação de criptocromo (Banks, 1999). Durante a fotomorfogênese de gametófitos, ocorre estiolamento no escuro e desestiolamento na presença de luz. Em *Ceratopteris*, parece que a luz azul está envolvida na reorganização dos microtúbulos da parede celular, sendo, portanto, responsável pelo desestiolamento, ou por deprimir o estiolamento.

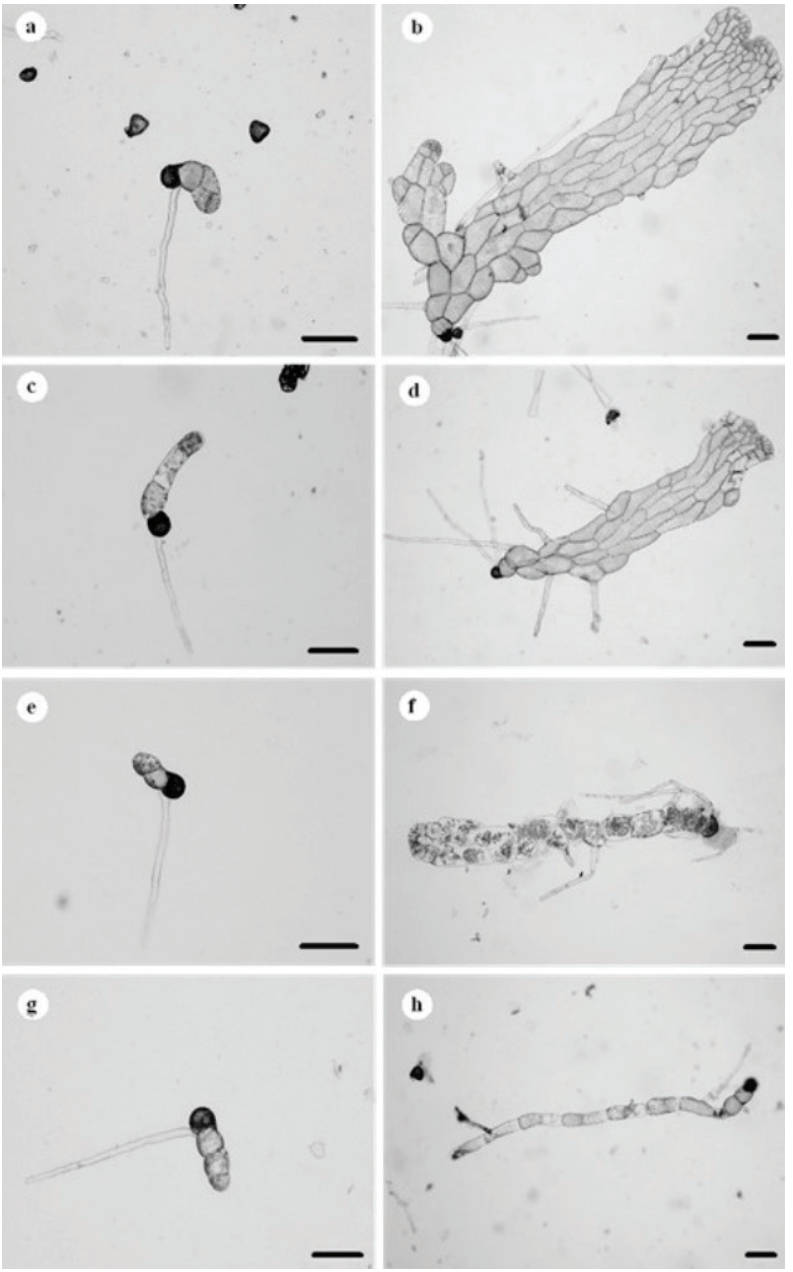
A figura 15 demonstra que gametófitos de *Cyathea corcovadensis* (Raddi) Domin, mantidos por 30 dias sob luz branca, vermelha, azul e vermelho extremo, apresentam formas que variam de filamento a início da forma cordiforme. A velocidade e percentual final de germinação, assim como a fase inicial de desenvolvimento, no entanto, não diferem significativamente. Exposição de *Pteris vittata* por 36 dias à luz vermelha, resulta em gametófitos estiolados e aclorofilados. Porém, quando transferidos para regime de luz branca, tornaram-se clorofilados e retomaram o crescimento bidimensional. Apesar da permanência de esporos sob escuro, quando expostos a luz branca contínua, foi evidenciado o aceleramento do processo germinativo e do desenvolvimento dos gametófitos (Lemos, 1991).

Figura 14: Gametófitos de *Cyathea corcovandensis* (Raddi) Domin com 30 dias de cultivo sob diferentes intensidades luminosas: **A** – 30%; **B** – 50%; **C** – 70%; **D** – 100% de luz. Escala 100 μm



Fonte: Silva, F.C.L. e Simabukuro, E.A.

Figura 15: Gametófitos de *Cyathea corcovandensis* (Raddi) Domin mantidos sob diferentes qualidades de luz: Luz branca (a-b); luz vermelha (c-d); luz azul (e-f) e luz vermelho-extremo (g-h). a, c, e, g = 7 dias após germinação; b, d, f, h = 30 dias após a germinação. Escala 100 μm



Fonte: Silva, F.C.L. e Simabukuro, E.A.

3. Gametogênese e fertilização

O tempo para desenvolvimento da forma adulta dos gametófitos (i.e., com a presença de gametângios) varia muito entre as espécies de licófitas e samambaias. A maioria das espécies apresenta crescimento lento. Em Ophioglossaceae, muitas espécies são perenes ou levam anos antes de atingirem a fase sexual. Uma exceção do grupo, com formação rápida de anterídios e arquegônios, média de 4,5 e 6,5 meses, respectivamente, foi obtida no cultivo de *Ophioglossum crotalophoroides* Walter. Gametófitos sexuados, pequenos e cilíndricos foram desenvolvidos a partir da forma globular em solução nutritiva com acréscimo de açúcar (Whittier, 2003b).

As condições microclimáticas e o vigor dos esporos direcionam o desenvolvimento não sincronizado. Em um mesmo local, luminosidade e temperatura ambiente, gametófitos de *Nephrolepis biserrata* (figura 16) estiveram em diferentes estádios de desenvolvimento. Em distância inferior a um centímetro, encontramos gametófito jovem pequeno (a-b), gametófito fotossintetizante com esporófito jovem (c) e gametófito não fotossintetizante, em fase de degeneração e estabelecimento do esporófito com raiz fixando substrato (d). Em superfícies irregulares com sombreamento, os gametófitos tiveram a base alongada e retorcida (b), mantendo-se fotossintetizante e clorofilado.

O desenvolvimento dos gametófitos não sincronizado e a formação sequencial de anterídios e arquegônios favorecem a fecundação cruzada, aumentando, assim, a variabilidade genética. Por outro lado, a produção de gametófitos bissexuais ou hermafroditas proporciona a autofecundação ou fecundação intragametofítica, que promove um rápido estabelecimento de nova população. A velocidade de desenvolvimento e estabelecimento de gametófitos bissexuais ou hermafroditas varia entre as populações. Segundo Gabriel y Galán e Prada (2009), *Pleurosorus papaverifolius* (Kunze) Fée tende a formar uma grande proporção de gametófitos masculinos. Somente com o passar do tempo, formam arquegônios e se tornam bissexuais. Assim, inicialmente ocorre fecundação cruzada e, mais tarde, há a possibilidade de autofecundação.

O crescimento, e consequente expressão sexual, podem ser alterados com a aplicação de fitormônios em meio de cultura. A citocinina, hormônio conhecido como promotor, ao ser aplicado exogenamente em altas concentrações, reduziu a área do gametófito de *Osmunda regalis* e reduziu a produção de arquegônios (Greer et al., 2012).

Quando mantidos em condições subótimas, os gametófitos apresentam crescimento com velocidade reduzida e podem permanecer assexuados por longo tempo. Com o envelhecimento, perdem a capacidade de formar gametas, e a reprodução passa a ser por propagação vegetativa com formação de gemas. Gametófitos velhos de

Thelypteris hispidula (Decne.) C.F. Reed [*Christella hispidula* (Decne.) Holttum], *T. interrupta* (Willd.) K. Iwats. [*Cyclosorus interruptus* (Willd.) H. Itô], *T. kunthii* (Desv.) C.V. Morton e *T. ovata* R.P. St. John in Small produziram gemas nas margens e na região central (Leon et al., 2008).

Grande número de gametófitos cordiformes fotossintetizantes apresenta uma região central espessada, cuja face abaxial concentra a formação de rizoides, anterídios e arquegônios. Em *Cheilanthes glauca* (Cav.) Mett., no entanto, foi observada a presença de anterídios por toda a lâmina, nas duas faces da superfície e, também, nas margens. Gametófitos masculinos precoces foram citados com desenvolvimento de anterídios no estado pré-cordiforme (Gabriel y Galán e Prada, 2009). Em gametófitos globulosos, os gametas foram formados na parte superior, polo oposto aos rizoides.

Os anterídios são formados por várias células que se diferenciam em regiões basal (célula basal), mediana (célula anular ou célula mediana) e apical (célula apical ou opercular). Os arquegônios, por sua vez, são formados por células basais (pescoço) e células triangulares. Os gametas masculinos, anterozoides, produzidos nos anterídios são dispersos a partir da deiscência, com a liberação da célula opercular ou por abertura de poros laterais. Os anterídios de *Platycerium wandae* não apresentam célula opercular e não ocorre deiscência (Pérez-Garcia, 2010). Anteridióforo, uni ou multicelular, é uma estrutura basal que agrupa ou ramifica pequenos, globulosos e levemente alongados anterídios.

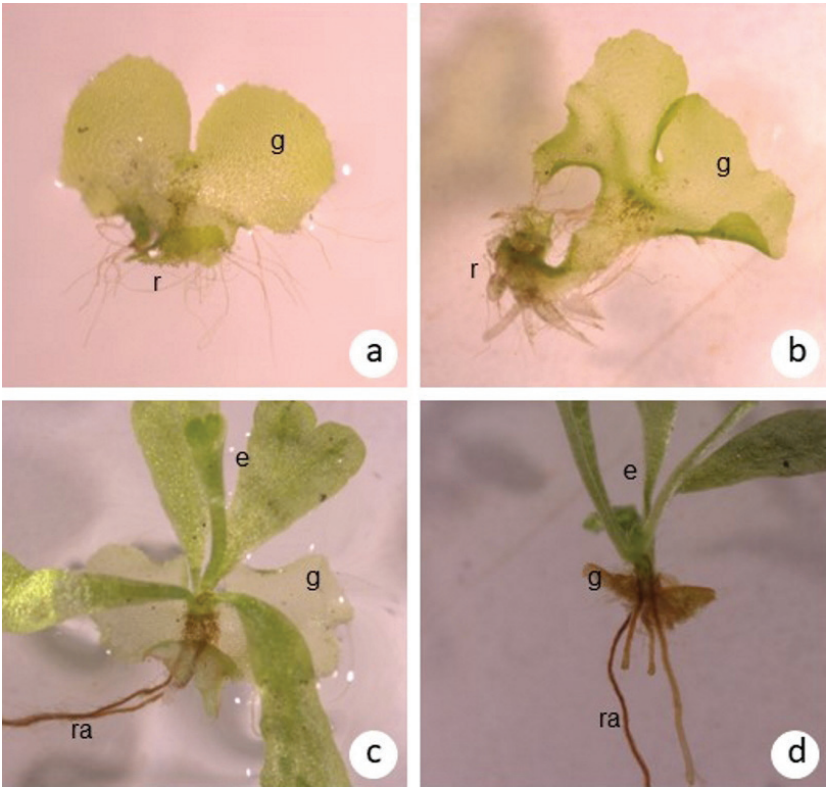
A produção de grande número de gametófitos masculinos, em várias espécies homosporadas, é atribuída a um grupo de substâncias conhecidas como anteridiógenos. Um gametófito masculino grande produz anteridiógenos para atuar em outros gametófitos, com ação hormonal do grupo das giberelinas, mantendo-os apenas com gametângios masculinos (Willson, 1981). Korpelainen (1994), estudando gametófitos de *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, sugeriu que os anteridiógenos atuariam no tamanho dos gametófitos, e este influenciaria a expressão sexual. Grandes gametófitos podem produzir anteridiógenos que afetam os gametófitos vizinhos, tornando os menores, de lento crescimento e masculinos. Um gametófito não produzirá anteridiógenos enquanto não se tornar insensível ao hormônio. Mesmo aquele gametófito masculino que foi induzido pelo hormônio se tornará feminino mais tarde, quando a substância não mais for efetiva. Em meio desprovido de nutrientes, os gametófitos apresentaram-se menores, com menor número de hermafroditas e, consequentemente, menor taxa de produção de esporófitos. Ou seja, a determinação sexual é também influenciada por fator ambiental.

Os anteridiógenos possuem ação específica e agem em diferentes graus entre as espécies e entre os gametófitos da mesma espécie. Nester e Coolbaugh (1986) testaram

as substâncias produzidas por *Anemia mexicana* Klotzsch e *A. phyllitidis* (L.) Sw. e observaram que essas espécies diferem quanto à estrutura e à sensibilidade. Houve maior sensibilidade ao seu produto, quando comparado com produto da outra espécie. A antecipação da formação de anterídios também foi observada em meio de cultura com adição de ácido giberélico.

Todos os gametófitos hermafroditas de *Athyrium boryanum* (Willd.) Tagawa, *Thelypteris subpubenscens* (Blume) K. Iwats. e *Pterdium aquilinum* foram consideravelmente maiores que os masculinos (Korpelainen, 1997). Comparando o tamanho dos gametófitos hermafroditas, os menores gametófitos formaram esporófitos, indicando o dreno de recursos para o desenvolvimento do novo indivíduo.

Figura 16: Gametófitos e esporófitos jovens de *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott mantidos por quatro meses a temperatura e luminosidade ambiente: a– gametófito cordiforme plano; b– gametófito cordiforme com base alongada; c– gametófito fotossintetizante com esporófito; d– gametófito não fotossintetizante com esporófito desenvolvido. (e = esporófito; g = gametófito; r = rizoide; ra = raiz)



Fonte: Silva, F.C.L. e Simabukuro, E.A.

4. Adaptações e tolerância

Por se tratar de uma pequena estrutura, sem organização especializada de tecidos, os gametófitos foram considerados por muito tempo como simples, delicados, efêmeros e de distribuição limitada e intolerantes (Watkins Jr. et al., 2007a e b; Fernández-Marín et al., 2012; Pittermann et al., 2013). A sobrevivência dos gametófitos pode variar de poucas semanas a vários meses, ou até anos, tolerando as adversidades do ambiente. Há de se considerar, primeiramente, quais as características da espécie e sua distribuição, pois as samambaias podem ser encontradas nas mais diversas condições climáticas do globo. Também é preciso realizar estudo detalhado ao longo do tempo para identificar mudanças bioquímicas e morfológicas que caracterizam adaptação, aclimatação ou rustificação.

Menos de 1% das espécies de samambaias podem ser consideradas tolerantes à dessecação, e essas estão presentes principalmente em regiões tropicais, especialmente representadas por epífitas. Os esporófitos possuem frondes suculentas, estômatos especializados e sistema CAM, ou MAC, de fotossíntese, que não se repete nos gametófitos. A morfologia dos gametófitos auxilia na retenção de umidade e, assim, a responder às variações microclimáticas de disponibilidade hídrica. Fina camada de água pode ficar retida por entre as ramificações ou profundas dobras das alas e espaços entre os tricomas, o que cria microcondição de alta umidade que mantém a fotossíntese (Watkins Jr. et al., 2007a e b). Em relação à anatomia, Pangua e Veja (1996) observaram espessamento da parede de células das alas de gametófitos, como colênquima, em *Cheilanthes acrostica* (Balb.) Tod., *C. tinaei* Tod, *C. vellea* (Aiton) Domin e discutiram o papel adaptativo às condições xéricas, pois conferem proteção para posterior proliferação vegetativa. Essas características já haviam sido observadas em *Anemia*, *Lygodium, Adiantum* e algumas espécies de *Cheilanthes*.

Gametófitos perenes, independentes e com produção de gemas têm sido considerados estratégia adaptativa de espécies que crescem em condições estressantes, principalmente sob déficit hídrico, como as epífitas. Ocorre em Hymenophyllaceae, Pteridaceae vitarioides e Polypodiaceae gramitidoides, o que corresponde a, aproximadamente, 10% das samambaias. A reprodução assexuada é caracterizada pelo crescimento indeterminado, com ramificação, fragmentação ou produção de gemas, que são estruturas mais tolerantes a dessecação ou congelamento. Colônias de gametófitos de Hymenophyllaceae e Pteridaceae

vitarioides foram monitoradas por mais de 50 anos (Farrar, 1985; Watkins Jr. et al., 2007a e b; Watkins Jr. e Cardelús, 2012).

Durante o período de dessecação, as células deixam de ser túrgidas, e os cloroplastos migram para a face inferior do gametófito. Se a reidratação ocorrer em curto período, os cloroplastos podem retornar à posição, e o metabolismo é restabelecido. Caso a condição torne-se estressante, gradativamente, as células morrerão. Com a reidratação, as poucas células vivas retomam a divisão celular, formando filamentos e, posteriormente, chegam à forma planar (cordiforme). Ong e Ng (1998) ilustraram em seu trabalho a resposta adaptativa à baixa disponibilidade hídrica de *Pyrrosia piloselloides* (L.) M.G. Price, a regeneração de gametófito submetido a déficit hídrico e reidratado por 49 dias. As estruturas cordiformes foram formadas a partir de células que sobreviveram à dessecação. Esse mecanismo de regeneração por células isoladas do gametófito foi relatado por Miller (1968) e Raghavan (1989). Nesse caso, a morte de certas células pode ter sinalizado o efeito de isolamento. Miller (1968) afirmou que a regeneração dos gametófitos ocorre por sua anatomia simples. Por outro lado, experimento de dessecação e reidratação demonstrou o aumento de tolerância. Um exemplo de alta tolerância à dessecação foi observado em gametófitos de *Microgramma percussa* (Cav.) de la Sota, que foram submetidos até -219MPa após reidratação (Watkins Jr. et al., 2007a e b).

A tolerância a temperaturas subzero é rara em samambaias. Diferentemente do esperado, gametófitos de *Vittaria lineata* são capazes de sobreviver em áreas com baixas temperaturas, onde esporófitos não crescem (Sato e Sakai, 1980). Experimentos indicaram resistência de gametófitos a congelamento de -70ºC com pré-incubação a -5ºC para *Vittaria lineata* e *Polystichum retrosopaleaceum* (Kodama) Tagawa. Ao retornarem à temperatura ambiente, as células marginais sobreviventes retomaram o metabolismo e a divisão celular, formando filamentos que resultaram em novos gametófitos. O mesmo padrão de resposta foi obtido com pré-tratamento a -30ºC e -40ºC, seguido de congelamento em nitrogênio líquido (-196ºC). A resposta adaptativa dos gametófitos a baixas temperaturas é caracterizada pelo processo de rustificação, com a sobrevivência após transferência de temperaturas progressivamente mais baixas, antes da temperatura ambiente. Em contraste, a tolerância dos esporófitos a baixas temperaturas foi de -15ºC por um dia. Folhas, rizomas e raízes morreram a -20ºC.

A aclimatação às condições de irradiância caracteriza-se pela manutenção da eficiência fotossintética. Assim como nos esporófitos, os gametófitos res-

pondem com a produção de carotenoides e alteração da relação clorofila a/b. Fernández-Marín et al. (2012) compararam as respostas de três espécies da família Aspleniaceae, presentes em local sombreado (*Asplenium scolopendrium* L.), pouco sombreado (*Asplenium trichomanes* L.) e ampla variação de irradiância (*Ceterach officinarum* Willd. [*Asplenium ceterach* L.]). Os gametófitos cultivados das três espécies aclimataram, na fase filamentosa em *A. scolopendrium* e *A. trichomanes* e cordiformes em *C. officinarum*. A composição de pigmentos fotoprotetores foi menor em *A. trichomanes,* e a acumulação (α-tocoferol), em *C. officinarum*.

Sobrevivência às condições de toxidez e poluição requer mecanismos fisiológicos de neutralização dos produtos prejudiciais ao crescimento. Compartimentalização dos metais nas paredes celulares das raízes tem sido apresentado como importante via para a tolerância. O chumbo foi relatado em altas concentrações nas folhas, pecíolos, raízes e rizomas, além de ser absorvido pelos esporos de *Athyrium yokoscense* (Franch. & Sav.) Christ. Essa espécie é encontrada em áreas de mina, local em que ocorre alto índice de metais pesados, como cádmio, cobre e chumbo. Adaptada e potencial espécie biorremediadora, *Athyrium yokoscense* possui também gametófitos tolerantes que acumulam metal no rizoide. O chumbo é incorporado em moléculas de taninos concentrados (proantocianidinas) (Fernández-Marín et al., 2012).

Assim, os gametófitos são aparentemente frágeis, mas as pesquisas têm demonstrado sua capacidade de aclimatação, rustificação e regeneração. Essa plasticidade e rápida resposta fisiológica indicam alto potencial dos gametófitos de samambaias e licófitas no processo de superação das adversidades impostas por mudanças climáticas, poluição, fogo e demais consequências da ação antrópica.

Referências

Banks, J. A. "Gametophyte development in ferns". *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50, p. 163-186.

Camloh, M. "Spore germination and early gametophyte development of *Platycerium bifurcatum*". *American Fern Journal*, 1993, 83, p. 79–85.

Duckett, J. G. et al. "Trichomes in the Hymenophyllaceae". In Camus, J. M. et al. (Orgs.). *Pteridology in Perspective*. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996, p. 511-514.

Duffy, A. M. et al. "Independent gametophytes of *Hymenophyllum wrightii* in North America: not as rare as we thought". *American Fern Journal*, 2015, 105 (1), p. 45–55.

Dyer, A. F. *The experimental biology of ferns*. London: Academic Press In (London) LTD, 1979.

Dyer, A. F. "The gametophyte in culture – a simple system for studying plant development and reproduction". *Journal of Biological Education*, 1983, 17 (1), p. 23-39.

Dyer, A. F. "Natural soil spore banks – can they be used to retrieve lost ferns?". *Biodiversity & Conservation*, 1994, 3, p. 160-175.

Dyer, A. F. e Lindsay, S. "Soil spore banks of temperate ferns". *American Fern Journal*, 1992, 82 (3), p. 89-123.

Farrar, D. R. "Independent fern gametophytes in the wild". *Proceeding of the Royal Society of Edinburgh*, 1985, 86B, p. 361-369.

Fernandes, H. et al. "Gemmation in the cultured gametophytes of *Osmunda regalis*". *Plant Cell Reports*, 1997, 16, p. 358-362.

Fernández-Marín, B. et al. "Do fern gametophytes have the capacity for irradiance acclimation?". *Biologia Plantarum*, 2012, 56 (2), p. 351-356.

Fraser, T. W. e Smith, D. L. "Young gametophytes of the fern *Polypodium vulgare* L. (An ultrastructural study)". *Protoplasma*, 1974, 82, p. 19-32.

Gabriel y Galán, J. M. e Prada C. "Gametófitos de *Pleurosorus papaverifolius* (Kunze) Fée (Aspleniaceae) y *Cheilanthes glauca* (Cav.) Mett. (Pteridaceae), dos helechos rupícolas sudamericanos". *Acta Botanica Brasilica,* 2009, 23 (3), p. 805-811.

Greer, G. K. et al. "The effects of exogenous cytokinin on the morphology and gender expression of *Osmunda regalis* gametophytes". *American Fern Journal*, 2012, 102 (1), p. 32-46.

Hotta, Y. e Osawa, S. "Control of differentiation in the fern gametophyte by amino acid analogs and 8-azaguanine". *Experimental Cell Research*, 1958, 15 (1), p. 85-94.

Imaichi, R. "A new classification of the gametophyte development of homosporous ferns, focusing on meristem behavior". *Fern Gazette*, 2013, 19 (5), p. 141-156.

Johnson, G. N. et al. "Adaptations to extreme low light in the fern *Trichomanes speciosum*". *New Phytologist*, 2000, 148 (3), p.423-431.

Kato, Y. "Physiological and morphogenetic studies of fern gametophytes in aseptic culture. II. One- and two-dimensional growth in sugar media". *Botanical Gazette*, 1964, 125 (1), p. 33-37.

Klekowski, E. J. "Reproductive biology of the Pteridophyta. III. A study of the Blechnaceae". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1969, 62 (3), p. 361–377.

Korpelainen, H. "Growth, sex determination and reproduction of *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott gametophytes undervarying nutritional conditions". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1994, 114 (4), p. 357-366.

Korpelainen, H. "Comparison of gametophyte growth, sex determination and reproduction in three fern species from the tropics". *Nordic Journal of Botany*, 1997, 17 (2), p. 133-143.

Lemos, J. M. *Germinação de esporos e desenvolvimento de prótalos de Pteris vittate L. (Pteridaceae)* (Monografia-Graduação). UFPE, 1991.

León, M. E. M. et al. "Developmental gametophyte morphology of seven species of *Thelypteris* subg. *Cyclosorus* (Thelypteridaceae)". *Micron*, 2008, 39, p. 1351-1362.

Marcon, C. et al. "Germination and gametophyte development of *Cyathea corcovadensis* (Raddi) Domin (Cyatheaceae) from spores stored at low temperatures". *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 2014, 36 (4), p. 403-410.

Martínez, O. G. et al. "Gametophytic phase of two Neotropical ferns, *Dennstaedtia globulifera* (Poir.) Hieron and *Hypolepis poeppigii* Mett. ex Maxon (Dennstaedtiaceae)". *Plant Systematics and Evolution*, 2014, 300 (5), p. 909-915.

Miller, J. H. "Fern gametophytes as experimental material". *The Botanical Review*, 1968, 34 (4), p. 361-440.

Miller, J. H. e Miller, P. M. "The effect of different light conditions and sucrose on the growth and development of the gametophyte of the fern, *Onoclea sensibilis*". *American Journal of Botany*, 1961, 48 (2), p. 154-159.

Momose, S. "Studies on the gametophytes of ferns". *The Journal of Japanese Botany*, 1942, 18, p. 49-65, 139-152, 189- 196.

Nayar, B. K. e Kaur, S. "Gametophytes of homosporous ferns". *The Botanical Review*, 37, 1971, p. 295-396.

Nester, J. E. e Coolbaugh, R. C. "Factors influencing spore germination and early gametophyte development in *Anemia mexicana* and *Anemia phyllitidis*". *Plant Physiology*, 1986, 82, p. 230-235.

Ong, B.-L. e Ng, M.-L. "Regeneration of drought-stressed gametophytes of the epiphytic fern, *Pyrrosia pilosellodes* (L.) Price". *Plant Cell Reports*, 1998, 18, p. 225-228.

Ootaki, T. "Branching in fern gametophyte *Pteris vittata*, under various light conditions". *Cytologia*, 1965, 30 (2), p. 182-193.

Pangua, E. e Veja, B. "Comparative study of gametophyte development in *Cosentiania* and *Anogramma* (Hemionitidaceae) and *Cheilanthes* (Sinopteridaceae)". In Camus, J. M.et al. (Orgs.). *Pteridology in Perspective*. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996, p. 497-508.

Pérez-García, B. et al. "Gametophyte morphology of *Platicerium andinum* Baker and *Platycerium wandae* Racif". *Micron*, 2010, 41, p. 806-813.

Pittermann, J. et al. "The physiological resilience of fern sporophytes and gametophytes: advances in water relations offer new insights into an old lineage". *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4 (285), p.1-10.

Raghavan, V. *Development biology of ferns*. New York: Cambridge University Press, 1989.

Ranal, M. A. *Efeito da temperatura e da intensidade luminosa no desenvolvimento de gametófitos de pteridófitas* (Dissertação). Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, 1983.

Rashid, A. *An introduction to Pteridophyta (Diversity and differentiation).* New Delhi: Vikas Publishing House PVT LTD, 1976.

Ravi, B.X. et al. "In vitro spore germination and gametophytic growth development of a critically endangered fern *Pteris tripartita* Sw". *African Journal of Biotechnology*, 2014, 13 (3), p. 2350-2358.

Rechenmacher, C. et al. "Spore germination and gametophyte development of *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) under different pH conditions". *Brazilian Journal of Biology*, 2010, 70 (4 -suppl.), p.1155-1160.

Renner, G. D. R. e Randi, A. M. "Effects of sucrose and irradiance on germination and early gametophyte growth of the endangered tree fern *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae)". *Acta Botanica Brasilica,* 2004, 18 (2), p. 375-380.

Rimgailė-Voicik, R. e Naujalis, J. R. "Presence of Juvenile Club Moss (Lycopodiaceae) Sporophytes and Gametophytes in Relation to Vegetation Cover in Dry Pine Forests". *American Fern Journal*, 2016, 106 (4), p. 242-257.

Santos, E. P. G. "Spore germination of *Gleichenella pectinata* (Willd.) Ching (Polypodiopsida-Gleicheniaceae) at different temperatures, levels of light and pH". *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 2010, 53 (6), p. 1309-1318.

Sato, T. e Sakai, A. "Freezing resistance of gametophytes of the temperate fern, *Polystichum retroso-paleaceum*". *Canadian Journal of Botany*, 1980, 58 (10), p. 1144-1148.

Schwabe, W. W. "Physiological studies in plant nutrition. XVI. The mineral nutrition of bracken. Part I. Prothalial culture and the effects of phosphorus and potassium supply on leaf production in the sporophytes". *Annals of Botany*, 1951, 15, p. 417-446.

Sheffield, E. et al. "Enhancement of fern spore germination and gametophyte growth in artificial media". *American Fern Journal*, 2001, 91 (4), p.179-186.

Simabukuro, E. A. et al. "Analysis of a fern bank in southeast Brazil". *Hoehnea*, 1998, 25, p. 45-57.

Spiro, M. D. et al. "Cytokinins induce photomorphogenic development in dark-grown gametophytes of *Ceratopteris richardii*. *Plant Cell Physiol*ogy, 2004, 45 (9), p. 1252-1260.

Taiz, L. et al. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. 6. ed. – Porto Alegre: Ed. Artmed, 2017.

Wan, X. et al. "Sexual propagation of *Pteris vittata* L. influenced by pH, calcium, and temperature". *International Journal of Phytoremediation*, 2010, 12 (1), p. 85-95.

Watkins Jr., J. E. e Cardelús, C. L. "Ferns in an angiosperm world: cretaceous radiation into the epiphytic niche and diversification on the forest floor". *International Journal of Plant Science*, 2012, 173 (6), p. 695–710.

Watkins Jr., J. E. et al. "Gametophyte ecology and demography of epiphytic and terrestrial tropical ferns". *American Journal of Botany*, 2007a, 94 (4), p. 701–708.

Watkins Jr., J. E. et al. "Ecological and evolutionary consequences of desiccation tolerance in tropical fern gametophytes". *New Phytologist*, 2007b, 176 (3), p. 708–717.

Whittier, D. P. "Gametophytes of *Lycopodium digitatum* (formerly *L. complanatum* var. *flabelliforme*) as grown in axenic culture". *Botanical Gaz*ette, 1981, 142 (4), p. 519-524.

Whittier, D. P. "The organic nutrition of *Botrychium* gametophytes". *American Fern Journal*, 1984, 74 (3), p. 77-86.

Whittier, D. P. "The gametophyte of *Diphasiastrum sitchense*". *American Fern Journal*, 2003a, 93 (1), p. 20-24.

Whittier, D. P. "Rapid gametophyte maturation in *Ophioglossum crotalophoroides*". *American Fern Journal*, 2003b, 93(3), p. 137-145.

Whittier, D. P. et al. "The gametophyte of *Lycopodium deuterodensum* – Type II or I". *American Fern Journal*, 2005, 95 (1), p. 22-29.

Whittier, D. P. e Britton, D. M. "Gametophytes of *Diplasiastrum x habereri*". *American Fern Journal*, 1995, 85 (3), p. 89-94.

Whittier D. P. e Pintaud, J. "Spore germination and early gametophyte development in *Stromatophteris*". *American Fern Journal*, 1999, 89 (2), p. 142-148.

Whittier, D. P. e Webster, T. R. "Gametophytes of *Lycopodium lucidulum* from axenic culture". *American Fern Journal*, 1986, 76 (2), p. 48-55.

Willson, M. F. "Sex expression in fern gametophytes: some evolutionary possibilities". *Journal of Theoretical Biology*, 1981, 93 (2), p. 403-409.

Fonte:: J.P.S. Condack.

Capítulo 2
Morfologia do esporófito

Lana da Silva Sylvestre
Claudine Massi Mynssen

1. Organização geral do esporófito

O esporófito é a fase de vida duradoura das samambaias. Seu corpo vascularizado bem desenvolvido constitui-se na principal fonte para identificação morfológica no grupo. A estrutura vegetativa é formada pela raiz, caule e folhas (figura 1), que, nas samambaias, é chamada de fronde. A morfologia da folha é bastante variável e oferece uma gama de caracteres de importância taxonômica. Nas folhas estão localizados os esporângios, e a sua organização, posição e forma também são características essenciais para reconhecimento dessas plantas.

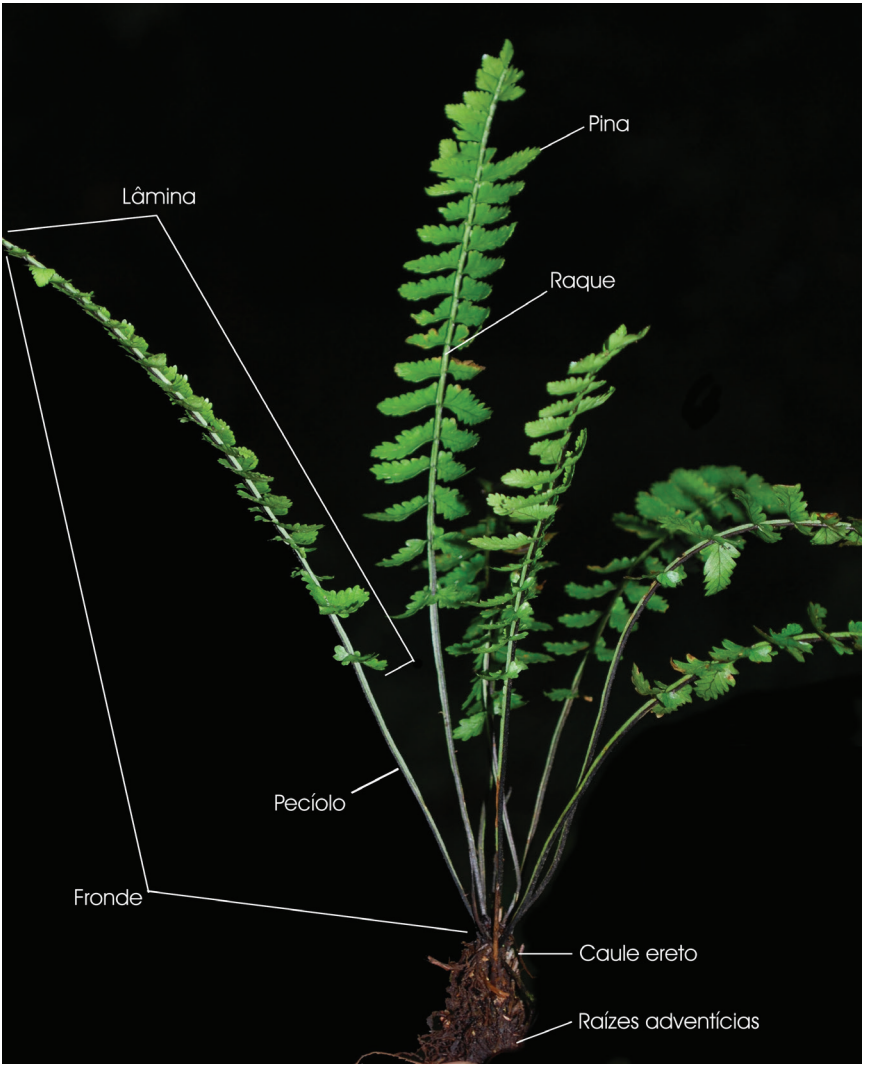
A morfologia aqui apresentada não reflete toda a diversidade morfológica existente nas licófitas e, especialmente, nas samambaias. Nosso objetivo foi introduzir esses termos para uso didático, especialmente, aqueles usados para distinguir os principais representantes da flora brasileira. Os termos morfológicos aqui adotados seguem, em linhas gerais, Lellinger (2002), que apresenta um glossário em quatro idiomas específico para taxonomia destes grupos. Vale ressaltar que, embora existam termos morfológicos diferentes entre pteridófitas e espermatófitas, muitos deles são os mesmos para ambos os grupos. Para esses casos, utilizamos como referência Stearn (2004), Bell (2008) e Souza et al. (2013).

2. Hábito

As samambaias são elementos marcantes na fisionomia das florestas, especialmente nas tropicais montanas, onde exibem uma grande diversidade não

somente taxonômica, mas também morfológica. Podem ocorrer em diferentes hábitats, desde ambientes desérticos a aquáticos. Crescem geralmente sobre o solo, sendo também abundantes nos troncos das árvores e sobre rochas. Algumas espécies podem ocorrer em mais de um substrato, especialmente nos ambientes florestais. Quanto à forma de vida, podem ser classificadas em quatro grupos principais: **terrestres**, **epífitas, trepadeiras** e **aquáticas**.

Figura 1: Aspecto geral do esporófito de uma samambaia: *Asplenium raddianum* Gaudich. (Aspleniaceae)



Fonte: L. Sylvestre.

a. Terrestres

Crescem diretamente sobre o solo, onde enraízam e passam todo o seu ciclo de vida. Podem ter crescimento **rosulado** (figura 2) ou **reptante** (figura 3), com caules subterrâneos ou não. As espécies que crescem sobre rochas são denominadas **rupícolas** (figuras 4, 5). O termo **saxícola** é, muitas vezes, usado como sinônimo, embora seja normalmente atribuído para plantas que se desenvolvem em solos pedregosos ou entre rochas (Stearn, 2004).

Figura 2: Erva terrestre de crescimento rosulado: *Dryopteris wallichiana* (Spreng.) Hil. (Dryopteridaceae). **figura 3:** Erva terrestre de crescimento reptante: *Adiantum pentadactylon* Langsd. & Fisch. (Pteridaceae); **figuras 4 e 5:** Ervas rupícolas: **4–** *Lytoneuron feei* (Brade) Yesilyurt (Pteridaceae); **5–** *Selaginella convoluta* (Arn.) Spring (Selaginellaceae)

Fonte: Figuras 2 e 4: J.P.S. Condack; figuras 3 e 5: L. Sylvestre.

A maioria das samambaias terrestres é herbácea. Entretanto, podemos reconhecer plantas que apresentam caule ereto e robusto, que podem chegar a vários metros de altura (cáudice). Samambaias com cáudices geralmente acima de 1,5 m de comprimento são consideradas **arborescentes** e são representadas pelas samambaiaçus (*Alsophila, Cyathea* e *Sphaeropteris* – Cyatheaceae) (figura 6) e pelos xaxins (*Dicksonia sellowiana* Hook. – Dicksoniaceae) (figura 7).

b. Ervas epífitas (reptantes, rosuladas e pendentes)

São plantas que crescem sobre uma planta viva (forófito): geralmente, uma árvore, palmeira ou samambaia arborescente. Todo o ciclo de vida das epífitas ocorre sobre o forófito, mas, em alguns casos, como nas hemiepífitas, esse ciclo pode ocorrer parcialmente no solo (Benzing, 1990). As hemiepífitas primárias iniciam seu crescimento no forófito e, depois, suas raízes crescem e se conectam com o solo. Esse comportamento é relatado por Nitta e Epps (2009) no gênero *Vandenboschia* (Hymenophyllaceae). O hemiepifitismo secundário (quando o esporófito inicia seu desenvolvimento no solo e termina sobre o forófito, perdendo sua conexão e se estabelecendo como epífita na fase adulta), era considerado bastante comum nas samambaias, especialmente em espécies de *Polybotrya* (Dryopteridaceae). Entretanto, estudos recentes (Canestraro et al., 2014) têm indicado que a maioria dessas plantas são, na verdade, ervas trepadeiras.

Figura 6: Samambaiaçu: *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) – hábito arborescente. **figura 7:** Xaxim: *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae) – hábito arborescente

Fonte: Figuras 6 e 7: L. Sylvestre.

As epífitas podem apresentar o caule paralelo ao substrato, sendo, nesse caso, denominadas de **epífitas reptantes** (figura 8). As epífitas com caule curto e ereto produzem frondes rosuladas, que podem ser eretas – **epífitas rosuladas** (figura 9), ou pêndulas – **epífitas pendentes** (figura 10).

c. Trepadeiras

São ervas que se desenvolvem a partir do solo e continuam seu crescimento sobre um forófito, algumas vezes, chegando até o dossel das árvores. Esse crescimento pode se dar pelo desenvolvimento contínuo da raque (*Lygodium* – Lygodiaceae) (figura 11) ou pelo caule longo reptante e trepador (*Polybotrya* – Dryopteridaceae) (figuras 12 e 13). Nesse último caso, as frondes férteis são produzidas na região mais elevada do caule.

d. Aquáticas

São plantas que passam todo o ciclo de vida ou parte dele em ambiente aquático. Podem ser **flutuantes fixas** quando as folhas flutuam na superfície da água, mas os pecíolos estão conectados a um caule reptante, enraizado no substrato (*Marsilea* – Marsileaceae) (figura 14). Muitas vezes, essas plantas são **anfíbias** por conseguirem se desenvolver em ambientes mais secos. Nas **flutuantes livres**, todo o corpo do esporófito é flutuante e geralmente apresenta estruturas que facilitam essa função, tais como tricomas ramificados na superfície superior das folhas (*Salvinia* – Salviniaceae) (figuras 15 e 16). As aquáticas **submersas fixas** (figura 17) podem ser exemplificadas por *Isoetes* (Isoetaceae). Algumas ervas terrestres são altamente adaptadas a ambientes **palustres** (solos encharcados), tais como *Equisetum giganteum* L. (Equisetaceae), *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. (Pteridaceae) (figura 18) e *Acrostichum danaefolium* Langsd. & Fisch. (Pteridaceae) (figura 19), sendo essa última comum em ambientes litorâneos sujeitos às marés.

Figura 8: Epífita reptante: *Serpocaulon catharinae* (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm. (Polypodiaceae). **figura 9:** Epífita rosulada: *Asplenium raddianum* (Aspleniaceae). **figura 10:** Epífita pendente: *Asplenium mucronatum* C. Presl (Aspleniaceae)

Fonte: Figura 8: T.V. Costa; figuras 9 e 10: L. Sylvestre.

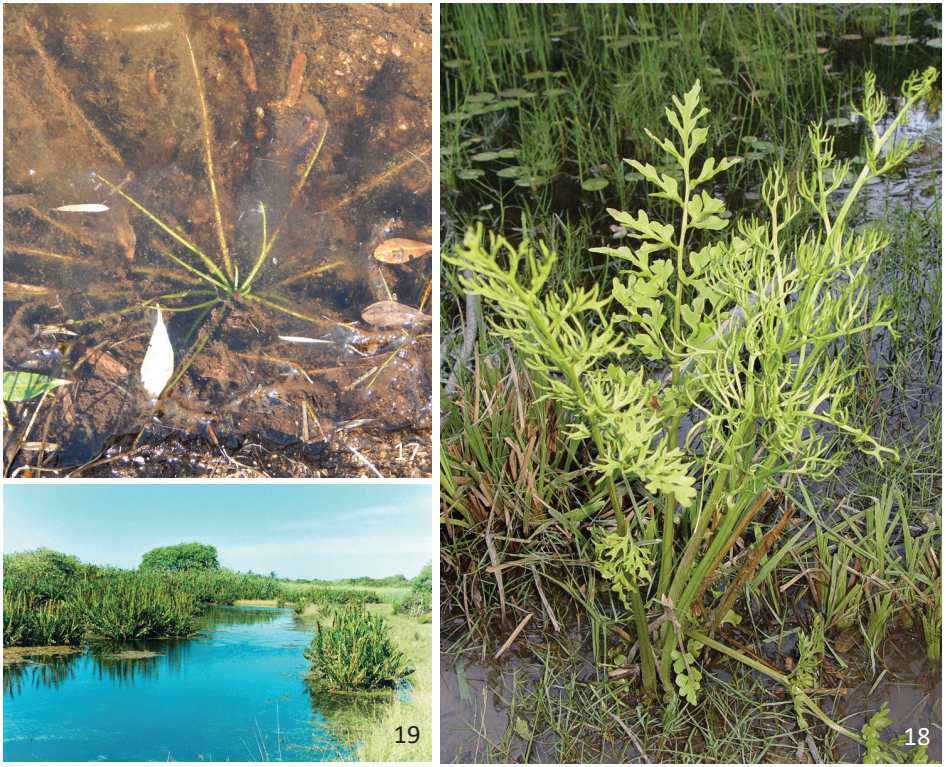
Figura 11: Erva trepadeira: *Lygodium volubile* Sw. (Lygodiaceae); **figuras 12 e 13:** Erva trepadeira: *Polybotrya speciosa* Schott (Dryopteridaceae) – 12: Detalhe do caule reptante e trepador, em conexão com o solo (seta); – 13: Ápice do caule

Fonte: Figuras 11 e 12: L. Sylvestre; figura 13: R.S. Pereira.

Figura 14: Aquática – flutuante fixa: *Marsilea drummondii* A. Braun (Marsileaceae) – cultivada. **figura 15:** Aquática – flutuante livre: Salvinia auriculata Aubl. (Salviniaceae). Hábito, com destaque para o esporocarpo, indicado pela seta; **figura 16:** Detalhe dos tricomas na face superior da folha flutuante de *Salvinia auriculata*

Fonte: Figuras 14 e 16: L. Sylvestre; figura 15: M.G. Santos.

Figura 17: Aquática – submersa fixa: *Isoetes goebelii* U. Weber (Isoetaceae). **figura 18:** Aquática – palustre: *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. (Pteridaceae). **figura 19:** Aquática – palustre: *Acrostichum danaefolium* Langsd. & Fisch. (Pteridaceae)



Fonte: figuras 17: L. Sylvestre; figura 18: C. Mynssen; figura 19: M.G. Santos.

3. Raiz

A raiz inicialmente formada no jovem esporófito das samambaias e licófitas possui vida curta. Essa raiz produzida a partir do embrião degenera, e as raízes das plantas adultas são formadas a partir de meristemas caulinares, sendo, portanto, **adventícias** (Ogura, 1972). Possuem como função principal a fixação e a absorção de água e nutrientes. São mais desenvolvidas nas plantas que crescem sobre o solo, especialmente nas samambaias. Possuem apenas crescimento primário, derivado de um meristema apical. Podem ser produzidas ao longo de um caule reptante (figura 20), podendo estar localizadas nos nós, nos entrenós ou em ambos. As plantas de caules eretos geralmente produzem raízes em tufos

basais (figura 21). Nas plantas epífitas e trepadoras, as raízes são **aéreas** (figura 20). Em *Azolla* (Salviniaceae), podem ser visualizadas raízes **aquáticas**. Entretanto, as estruturas filiformes encontradas em *Salvinia* (Salviniaceae) não são raízes, e sim folhas modificadas submersas (figura 15). Algumas espécies de *Phlegmariurus* (Lycopodiaceae) produzem raízes adventícias que atravessam o córtex caulinar longitudinalmente, paralelas ao cilindro central, emergindo em um tufo basal (Pita et al., 2006), sendo denominadas de raízes corticais. Essas raízes conferem uma sustentação adicional ao caule dessas plantas. Na ordem Ophioglossales, o sistema radicular é reduzido (raízes carnosas, micorrízicas, não ramificadas e sem tricomas em Ophioglossaceae) ou ausente (Psilotaceae).

Figura 20: Raízes adventícias (setas) ao longo de um caule reptante: *Campyloneurum fallax* Fée (Polypodiaceae); **figura 21:** Raízes adventícias em tufo basal em um caule ereto: *Asplenium serratum* L. (Aspleniaceae)

Fonte: Figuras 20 e 21: L. Sylvestre.

4. Caule

A estrutura vegetativa dos esporófitos de grupos ancestrais de plantas vasculares foi, por muito tempo, representada apenas por eixos caulinares, geralmente dicotômicos, que portavam esporângios nos ápices (Kenrick e Crane, 1997). Esses eixos eram verdes e, portanto, responsáveis pela atividade fotossintética da planta. Alguns desses grupos ancestrais apresentavam caules com crescimento secundário em espessura, característica que foi perdida no curso da evolução nas samambaias e licófitas atuais, que apresentam apenas caule com estrutura primária de crescimento (Rothwell e Karrfalt, 2008). Alguns autores denominam o caule das samambaias de rizoma. Entretanto, adotamos aqui o conceito de rizoma como um tipo de caule horizontal e subterrâneo,

que pode armazenar substância de reserva (Bell, 2008; Souza et al., 2013). Portanto, esse termo somente foi utilizado com plantas que possuem essa característica.

A morfologia externa dos caules, muito usada para fins taxonômicos, pode ser assim resumida:

a. Ereto

São caules eretos em relação ao substrato, geralmente apresentando raízes em tufo basal e meristema apical, onde se desenvolvem as folhas. Pode ser **curto** (figura 22), geralmente até 50 cm de comprimento, ou pode apresentar um crescimento bastante acentuado. Nesse caso, é formado o **cáudice** (figuras 23 e 24), pois o caule é envolvido por uma grande quantidade de raízes adventícias, que formam uma bainha ao seu redor. Essa **bainha de raízes adventícias** (figura 25) confere a sustentação necessária para que essas plantas possam alcançar alturas consideráveis, algumas próximas a 20 m. Nas Cyatheaceae (figura 6), essa bainha tende a ser mais espessa na base do cáudice, ficando mais fina em direção ao ápice. Nas Dicksoniaceae, esse espessamento geralmente é mais uniforme (figura 7), sendo a bainha de raízes adventícias espessada em todo o comprimento. Essa é uma das características que torna o cáudice das Dicksoniaceae mais adequado para utilização em horticultura, sendo esse um dos motivos que levou à sua exploração excessiva no seu ambiente natural. Essa planta era usada na produção de vasos, também denominados "xaxim", o que ocasionou a sua inclusão na lista de espécies ameaçadas de extinção, o que faz com que a produção e a comercialização desse tipo de vaso sejam proibidas.

Um tipo de caule ereto bastante distinto é encontrado em *Equisetum* (Equisetaceae), no qual podemos observar claramente os nós e entrenós (figura 26). Esse caule é designado de **articulado**, pois a região do nó é senescente com o tempo, promovendo sua abscisão (quebra). O caule é, ainda, fistuloso (oco) e possui deposição de sílica na epiderme, formando estrias longitudinais.

b. Reptante ou horizontal

Os caules reptantes crescem paralelos ao substrato e são dorsiventrais (quando as porções dorsal e ventral são claramente diferenciadas). Nos caules **curto-reptantes** (figura 27), os entrenós são curtos, o que faz com que os pecíolos fiquem muito aproximados. Nos caules **longo-reptantes** (figura 28), os entrenós são alongados, afastando os nós e, consequentemente, os pecíolos ficam mais distantes entre si. Os

caules trepadores são aqueles que iniciam seu crescimento no solo e, posteriormente, utilizam outra planta ou substrato como suporte, fixando com suas raízes (figura 13). Quando um caule reptante é subterrâneo, ele é denominado **rizoma**.

Figura 22: Caule ereto em *Diplazium seemannii* T. Moore (Athyriaceae); **figura 23:** Cáudice de *Cyathea phalerata* Mart. (Cyatheaceae), com a base dos pecíolos persistentes; **figura 24:** Cáudice de *Cyathea delgadii*, com a base dos pecíolos articulados ao caule, formando cicatrizes; **figura 25:** Bainha de raízes adventícias do caule de *Dicksonia sellowiana*; **figura 26:** Caule articulado: *Equisetum giganteum* L. (Equisetaceae)

Fonte: Figuras 22 e 23: C. Mynssen; figuras 24, 25 e 26: L. Sylvestre.

c. Algumas estruturas caulinares especializadas

Algumas espécies de samambaias (ex. *Asplenium auritum* Sw. – Aspleniaceae) podem formar **estolões** (figura 29), que são estruturas caulinares filiformes, semelhantes a raízes, originárias de um caule geralmente ereto, que produzem gemas que se desenvolvem em novas plantas.

O **tubérculo** (figura 30) é uma estrutura de armazenamento globosa, geralmente originária de um caule reptante ou estolão. Um exemplo de tubérculo pode ser observado em *Nephrolepis cordifolia* (L.) C. Presl (Nephrolepidaceae).

A maioria das espécies de *Selaginella* que se desenvolve em ambientes úmidos possui um ramo caulinar modificado, destituído de microfilos, denominado **rizóforo** (figura 31). Esses rizóforos se formam a partir das dicotomias dos eixos caulinares e crescem em direção ao solo, onde enraízam. Têm como função afastar o restante esporófito do substrato úmido, onde essas plantas crescem.

A **estípula** (figura 32) é formada por um par de expansões caulinares carnosas que se localizam na base do pecíolo de espécies de Marattiaceae.

Figura 27: Caule curto reptante de *Elaphoglossum* sp. (cultivado) (Dryopteridaceae). **figura 28:** Caule longo reptante de *Microgramma vacciniifolia* (Langsd. & Fisch.) Copel. (Polypodiaceae)

Fonte: Figuras 27 e 28: L. Sylvestre.

Figura 29: Estolão em *Asplenium auritum* Sw. (Aspleniaceae); **figura 30:** Tubérculo em *Nephrolepis cordifolia* (L.) C. Presl (Nephrolepidaceae); **figura 31:** Rizóforo (seta) em *Selaginella sulcata* (Desv. ex Poir.) Spring ex Mart. (Selaginellaceae); **figura 32:** Estípulas (seta) na base do pecíolo de *Danaea moritziana* C. Presl (Marattiaceae)

Fonte: Figura 29: M.G. Santos; figuras 30 e 31: L. Sylvestre; figura 32: C. Mynssen.

5. Folha

As plantas vasculares sem sementes eram tradicionalmente chamadas de "pteridófitas". Entretanto, correspondem a duas linhagens evolutivas distintas: as licófitas (Classe Lycopodiopsida) e as samambaias (Classe Polypodiopsida) (PPGI, 2016), que não podem ser reunidas em um único grupo, considerando os conceitos da sistemática filogenética. Os microfilos são estruturas foliares típicas das licófitas, enquanto os megafilos ocorrem nas samambaias. Entretanto, nem todos os elementos da classe Polypodiopsida possuem megafilos. Algumas estruturas foliares podem ser vestigiais ou muito reduzidas. Além da sua função vegetativa, a folha é o órgão responsável pela formação dos esporângios, onde, por meio da meiose, são formados os esporos.

A origem e a evolução das folhas em plantas vasculares vêm sendo amplamente discutidas nas últimas décadas. Vasco et al. (2013) fazem uma revisão da morfologia,

diversidade e das teorias de evolução foliar em samambaias e licófitas. A partir de resultados experimentais, esses autores sugerem que o processo de desenvolvimento das folhas funciona de forma similar tanto nas samambaias quanto nas angiospermas e que novos estudos genéticos de desenvolvimento e evolução de folhas poderão fornecer uma melhor interpretação da morfologia de grupos como *Psilotum* (Psilotaceae), *Ophioglossum* (Ophioglossaceae) e *Equisetum* (Equisetaceae).

a. Microfilo

São folhas simples, de tamanho geralmente reduzido, sésseis, uninérveas (figura 33), com meristema intercalar. São associadas a um caule protostélico, que não deixa lacunas do traço foliar no cilindro central do caule (veja o capítulo 3 deste livro). São características das licófitas e, por isso, denominadas de licofilos por alguns autores (Pryer et al., 2004). Os microfilos vegetativos podem ter a mesma forma (isofilos) ou não (anisofilos). Os microfilos **isofilos** geralmente encontram-se inseridos radialmente ao longo do caule (figura 33). Os **anisofilos** possuem um par de microfilos laterais e um par de microfilos dorsais diferenciados, conferindo um aspecto achatado ao ramo (figura 34). A forma dos microfilos varia em razão das medidas de largura e comprimento da lâmina, da margem, do ápice e da base. Os microfilos férteis são denominados esporofilos e portam um esporângio na superfície adaxial. As licófitas heterosporadas, Selaginellaceae e Isoetaceae, apresentam uma lígula na superfície adaxial do microfilo (figura 35).

b. Megafilo (fronde)

Os megafilos apresentam crescimento por meristemas apicais ou marginais, possuindo mais de uma nervura, geralmente ramificada. Estão geralmente associados a um caule sifonostélico, apresentando lacuna do traço foliar no cilindro central do caule, que corresponde a uma região não vascularizada, preenchida por tecido parenquimático (veja o capítulo 3 deste livro). Os megafilos possuem formas e tamanhos muito variados e podem atingir até mais de dois metros de comprimento em algumas espécies. As frondes podem ser **monomorfas,** quando as folhas férteis e estéreis são semelhantes em forma e tamanho (figura 36), ou **dimorfas**, se as folhas são muito distintas quanto à forma ao tamanho (figura 37). As frondes férteis portam os esporângios na superfície abaxial ou na margem da lâmina. A maioria das frondes possui vernação circinada, ou seja, à medida que se desenvolvem, as folhas se desenrolam no sentido longitudinal, formando uma estrutura conhecida como báculo (figura 38).

Figura 33: Microfilos vegetativos em *Phlegmariurus squarrosus* (G. Forst.) Á. Löve & D. Löve – cultivada (Lycopodiaceae). **figura 34:** Microfilos vegetativos em *Sellaginella willdenowii* (Desv. ex Poir.) Baker (Selaginellaceae) – cultivada; **figura 35:** Lígula (retângulo) na face adaxial do esporofilo de *Selaginella* sp.

Fonte: Figuras 33 e 34: L. Sylvestre; figura 35: Bruce Kirchoff, licensed under CC BY 2.0 "Lycophyta *Selaginella* ligule 02".

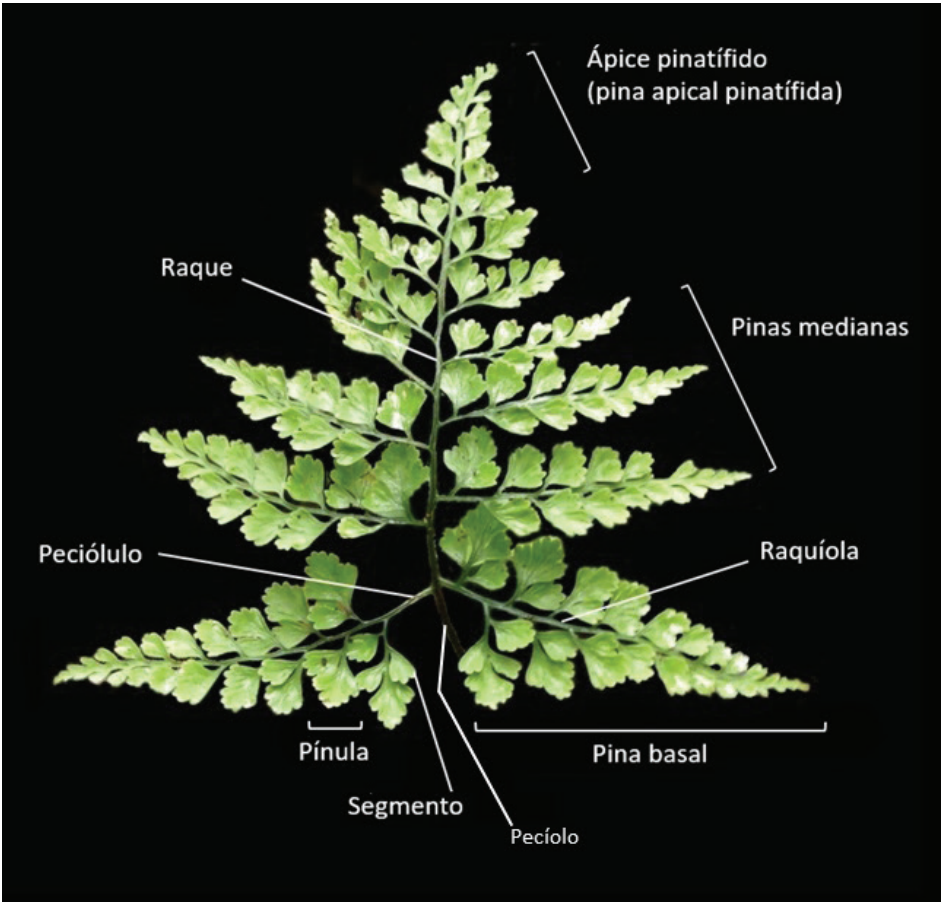
Figura 36: Frondes monomorfas de *Blechnum occidentale* L. (Blechnaceae); **figura 37:** Frondes dimorfas de *Plagyogyria fialhoi* (Fée & Glaz.) Copel. (Plagyogyriaceae); **figura 38:** Báculo (prefoliação circinada) em *Dicksonia sellowiana* (Dicksoniaceae)

Fonte: Figuras 36 e 38: L. Sylvestre; figura 37: C. Mynssen.

c. Pecíolo e raque

O **pecíolo** é a haste que conecta o caule à lâmina da fronde. Nas frondes que apresentam lâmina foliar segmentada (pinada), usa-se o termo **raque** para denominar o eixo onde os segmentos (pinas) estão conectados e peciólulo – o eixo que vai da raque à porção expandida das pinas. Se a lâmina for duplamente dividida (bipinada), usa-se o termo raquíola para o eixo que sustenta as pínulas (figura 39).

Figura 39: Aspecto geral de uma fronde típica. *Asplenium wacketii* Rosenst. (Aspleniaceae)



Fonte: L. Sylvestre.

Quanto à forma em secção transversal, o pecíolo e a raque podem ser cilíndricos, subcilíndricos (figura 40) ou quadrangulares (figura 41), com a superfície adaxial achatada ou sulcada. A superfície epidérmica pode ser inerme, como a maioria das samambaias, ou ser provida de espinhos (figura 42). Também podem possuir tricomas e/ou escamas (vide indumento). O pecíolo e a raque podem apresentar expansões laminares denominadas alas, como observado em algumas espécies (figura 43).

O número de feixes vasculares e a forma como estão dispostos em seção transversal do pecíolo são caracteres muito importantes e diagnósticos nas samambaias. Por exemplo, na Subordem Aspleniineae, com exceção de Blechnaceae, todas as famílias possuem dois feixes vasculares (figura 40), ao menos na porção proximal.

O pecíolo pode ser contínuo com o caule ou articulado. No tipo articulado, existe uma área de abscisão na porção proximal do pecíolo, deixando uma porção conectada ao caule, que se denomina **filopódio** (figura 44). Os filopódios podem ser longos ou curtos, sendo caracterizados por apresentarem uma intumescência coberta por escamas ou tricomas, muitas vezes com coloração distinta. Pode ser observado em alguns gêneros das famílias Dryopteridaceae, Onocleaceae, Polypodiaceae e Davalliaceae.

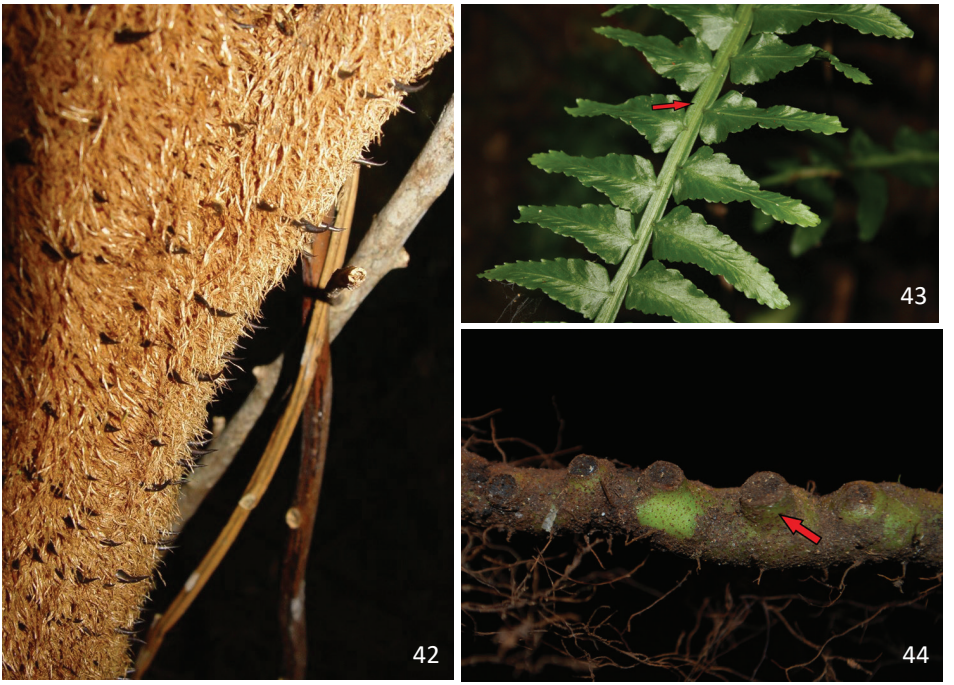
Figura 40: Seção transversal do pecíolo de *Diplazium rostratum* Fée (Athyriaceae), evidenciando o contorno circular com um sulco na face adaxial (seta) e os dois feixes vasculares; **figura 41:** Seção transversal do pecíolo de *Lomariocycas schomburgkii* (Klotzsch) Gasper & A.R. Sm. (Blechnaceae), de contorno quadrangular

40

41

Fonte: Figura 40: C. Mynssen; figura 41: F.B. Matos.

Figura 42: Espinhos negros na base do pecíolo de *Alsophila sternbergii* (Sternb.) D.S. Conant (Cyatheaceae); **figura 43:** Raque alada (seta) em *Asplenium alatum* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Aspleniaceae); **figura 44:** Caule com filopódios e cicatrizes dos pecíolos articulados em *Pecluma chnoophora* (Kunze) Salino & Costa Assis (Polypodiaceae)



Fonte: Figura 42: C. Mynssen; figuras 43 e 44: L. Sylvestre.

d. Lâmina

A porção expandida da fronde é chamada de lâmina. A lâmina pode ser inteira, com uma nervura central ou segmentada, cujos segmentos (pinas) estão fixados a um eixo: a raque. A lâmina foliar pode ser caracterizada quanto à forma básica, incisão, divisão ou ramificação, ápice, base, margem, consistência e coloração, que serão detalhados a seguir.

Algumas **formas básicas** têm como parâmetros a proporção entre comprimento e largura, que são descritas de acordo com o desenho geométrico formado, considerando essas medidas. Essas formas podem ser aplicadas a todas as estruturas laminares, como lâmina foliar, pina, pínula e escamas. Quando a lâmina é mais larga na base, mas o comprimento e a largura são equivalentes, ela é

triangular ou deltoide (figura 39). Se a lâmina é igualmente estreitada para o ápice e a base, e tem forma de lança, diz-se que é lanceolada (figura 45). Uma lâmina é considerada ovada quando a largura maior se encontra próxima à base. A lâmina é elíptica quando a maior largura estiver na região mediana. As lâminas oblongas e lineares possuem os dois lados da margem paralelos na maior parte do comprimento. A diferença entre as duas é a equivalência entre a largura e o comprimento, ou seja, a lâmina linear é, muitas vezes, mais longa do que larga (figura 46). Esses padrões de formas podem ser facilmente consultados em diversas literaturas, e não há diferenças significativas quanto às definições (Lellinger, 2002; Stearn, 2004; Souza et al., 2013).

Figura 45: Lâmina inteira, lanceolada, de *Campyloneurum nitidum* (Kaulf.) C. Presl (Polypodiaceae); **figura 46:** Lâmina inteira, linear, de *Vittaria lineata* (L.) Sm. (Pteridaceae)

Fonte: Figura 45: C. Mynssen; figura 46: F.F. Moreira.

Baseando-se na **incisão**, a lâmina foliar pode ser descrita como simples se não tiver nenhuma divisão (figuras 45 e 46). Se possuir a margem profundamente

incisa, mas não atingindo o eixo do segmento, ela é chamada de pinatífida (figura 47). Quando as incisões chegam até o eixo e os segmentos são adnatos a ele, ou seja, não possuem peciólulo, a lâmina é denominada pinatissecta (figura 48). Se as incisões forem profundas, atingindo a nervura central, mas possuir segmentos muito estreitos e lineares, semelhantes a um pente, diz-se que é pectinada (figura 49).

Figura 47: Lâmina pinatífida de *Phlebodium pseudoaureum* (Cav.) Lellinger (Polypodiaceae)

Fonte: Fonte: L. Sylvestre

Figura 48: Lâmina pinatissecta de *Blechnum occidentale* L. (Blechnaceae); **figura 49:** Lâmina pectinada de *Pecluma sicca* (Lindm.) M.G. Price (Polypodiaceae)

Fonte: Figura 48: L. Sylvestre; figura 49: Herbário Virtual Reflora (C. Mynssen 1239 – RB00618799).

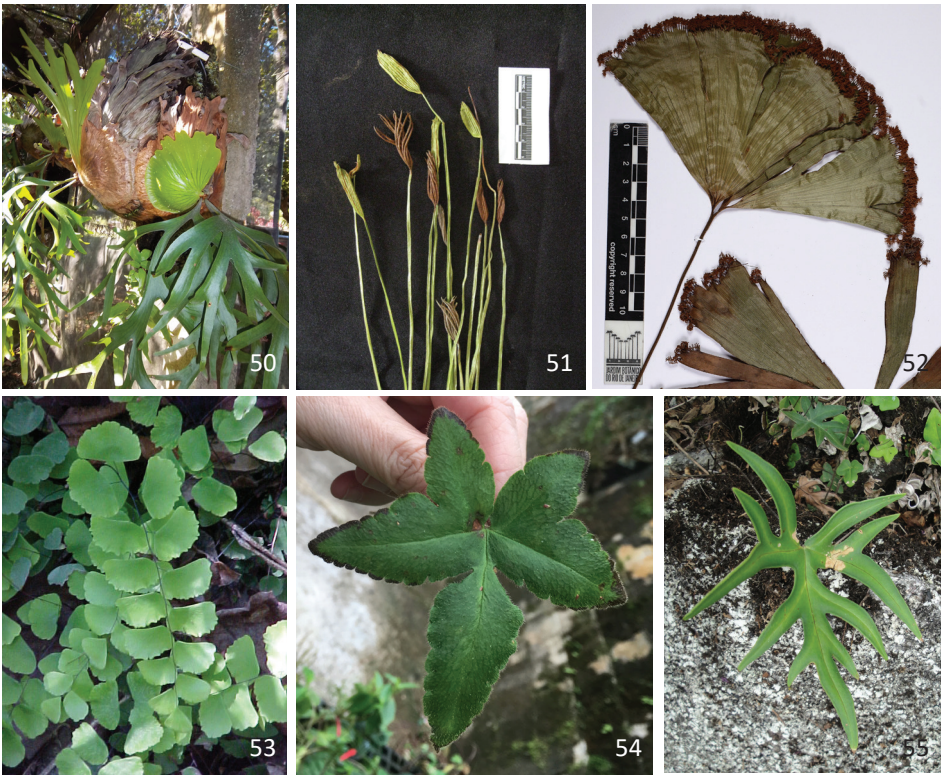
Uma lâmina é considerada bifurcada se for dividida em duas partes mais ou menos semelhantes, que podem ser novamente divididas (figura 50). Se a lâmina possuir os segmentos partindo de um único ponto, é chamada digitada (Ex: *Actinostachys pennula* (Sw.) Hook. – Schizaeaceae) (figura 51). Lâmina com aspecto de um leque, sem nervura central evidente, é chamada de flabelada, o

que pode ser visto em *Schizaea elegans* (Vahl) Sw. – Schizaeaceae (figura 52), ou também nas pinas de *Adiantum deflectens* Mart. – Pteridaceae (figura 53). A lâmina lobada possui margem incisa, mas não profundamente, ou seja, não se estende mais do que a metade da distância entre o ápice do lobo e a nervura central. A lâmina lobada é chamada de palmada, se a lâmina possuir lobos dispostos radialmente (figura 54), ou pedada, se os segmentos basais forem mais desenvolvidos ou divididos que outras porções da lâmina (figura 55).

A **divisão ou ramificação** da lâmina também é uma característica usada na descrição das frondes. Quando a lâmina é completamente segmentada e esses segmentos (pinas) apresentam uma contração basal conectada a um eixo (peciólulo), ela é denominada **pinada** (figura 56). Os segmentos da pina podem ser divididos em outros segmentos (pínulas) e, nesse caso, diz-se que a lâmina é **bipinada** (figura 57). A lâmina **tripinada** é aquela em que as pínulas são divididas em segmentos (figura 58). Quando a lâmina é pinada, e as pinas possuem incisões marginais, ou seja, são pinatífidas, a lâmina é denominada **pinada-pinatífida** (figura 59). Se uma lâmina é bipinada, e as pínulas são pinatífidas, então diz-se que ela é **bipinada--pinatífida** (figura 60). A tripinada-pinatífida ocorre quando a lâmina é tripinada e as pínulas (segmentos de 3.ª ordem) são pinatífidas. A divisão pseudodicotômica ocorre em frondes com raque ramificada dicotomicamente, que abriga uma gema dormente em cada bifurcação, típica de Gleicheniaceae (figura 61).

A morfologia do ápice pode ser descrita de acordo com o ângulo formado pela junção dos dois lados da lâmina. Assim temos: agudo, quando o ângulo é de 30° – 90° (figura 62); acuminado, quando formam um ângulo menor que 30° (figura 63); obtuso, se o ângulo formado for igual ou maior do que 90°. Em alguns casos, o ápice parece ter sido cortado em um plano perpendicular ao eixo e, então, é denominado truncado. O ápice pode também terminar em uma arista, ou seja, um prolongamento da nervura que se estende como uma longa cerda rígida, então, diz-se que é aristado. Quando o ápice termina abruptamente e possui um prolongamento rijo e curto, é denominado mucronado. Nas lâminas divididas, há o ápice **conforme**, quando a lâmina termina em uma pina semelhante às pinas laterais (figura 64), ou **pinatífido**, terminando em uma pina pinatífida (figura 65).

Figura 50: Lâmina bifurcada de *Platycerium bifurcatum* (Cav.) C. Chr. (Polypodiaceae) – planta com frondes dimorfas (fronde coletora/fronde fértil assimiladora, bifurcada); **figura 51:** Lâmina digitada de *Actinostachys pennula* (Sw.) Hook. (Schizaeaceae); **figura 52:** Lâmina flabelada de *Schizaea elegans* (Vahl) Sw. (Schizaeaceae); **figura 53:** Lâmina pinada com pinas flabeladas em *Adiantum deflectens* Mart. (Pteridaceae); **figura 54:** Lâmina palmada de *Hemionitis palmata* L. (Pteridaceae); **figura 55:** Lâmina pedada de *Doryopteris magdalenensis* (Brade) Brade (Pteridaceae)



Fonte: Figuras 50 e 53: L. Sylvestre; figura 51: N. Smith; figura 52: Herbário Virtual Reflora (R. Goldenberg 934 RB 500020); figuras 54 e 55: C. Mynssen.

A descrição da **base** da lâmina segue os mesmos conceitos do ápice e pode ser aguda, acuminada, obtusa ou truncada. Além dessas, há formas que são específicas da base, como: cordada, se possuir dois lobos arredondados; auriculada, se possuir um lobo ou aurícula; hastada, com dois lobos basais triangulares direcionados para fora; sagitada, com dois lobos basais triangulares direcionados para baixo (figura 66); cuneada, quando os dois lados da lâmina se juntam, formando um ângulo 30°–45° em forma de cunha; ou arredondada.

Figura 56: Lâmina pinada de *Diplazium celtidifolium* Kunze (Athyriaceae); **figura 57:** Lâmina bipinada de *Asplenium pseudonitidum* Raddi (Aspleniaceae); **figura 58:** Lâmina tripinada de *Asplenium uniseriale* Raddi (Aspleniaceae)

Fonte: Figura 56: C. Mynssen; figuras 57 e 58: L. Sylvestre.

A definição dos tipos de **margem** da lâmina leva em consideração a presença ou não de reentrâncias e sua profundidade e forma da incisão. A margem é inteira ou lisa quando não possui incisões. Se as incisões na margem formarem dentes arredondados, dizemos que ela é crenada (figura 67). Se esses dentes marginais forem agudos e estiverem direcionados para o ápice – portanto, assimétricos –, a margem é chamada de serreada (figura 68), ou, se estiverem voltados para fora, ou seja, simétricos, é dentada.

A **consistência** da lâmina é analisada de acordo com a espessura, podendo ser classificada como: membranácea, quando são finas e quase translúcidas, assemelhando-se à membrana (figura 69); cartácea ou papirácea, quando são firmes, com uma consistência de papel ou cartão; coriácea, se são espessas e mais rijas, com uma consistência de couro.

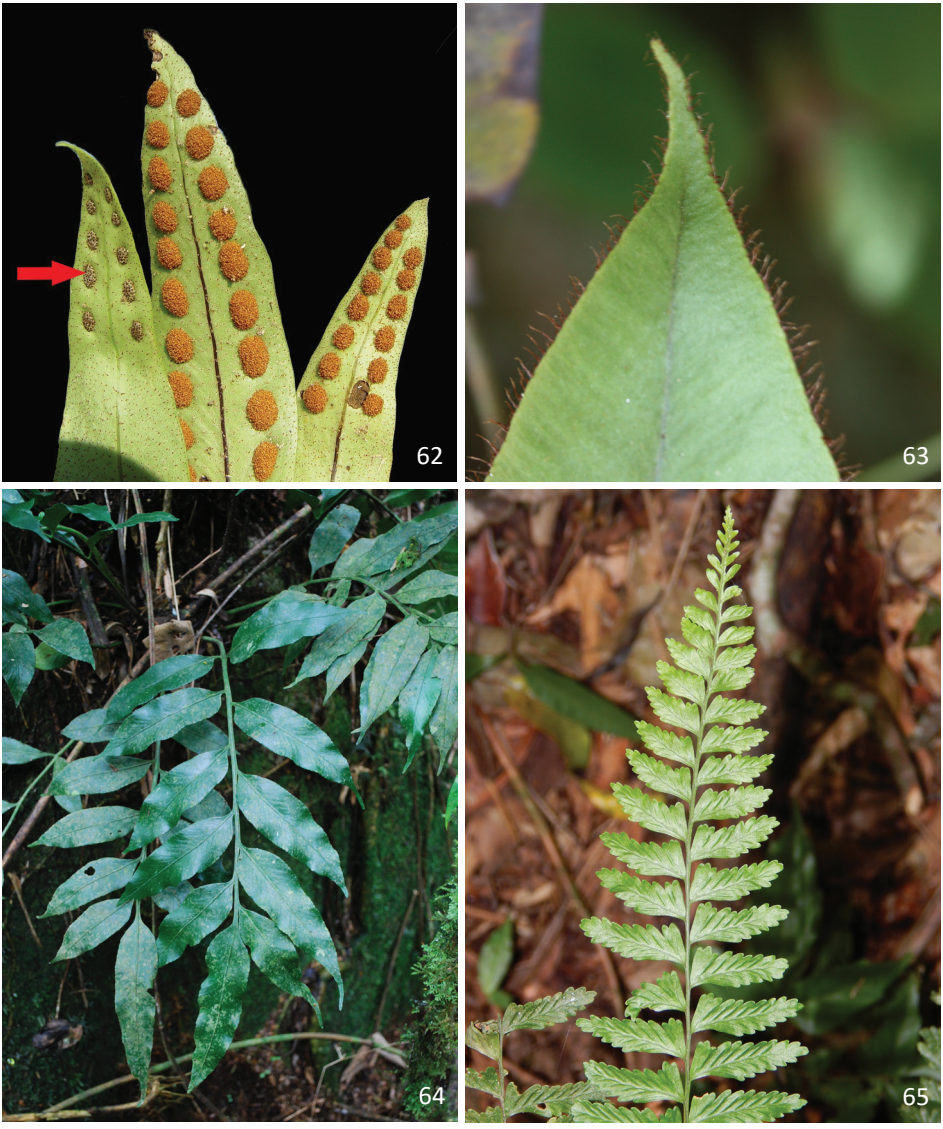
Figura 59: Lâmina pinada-pinatífida de *Christella dentata* (Forssk.) Brownsey & Jermy (Thelypteridaceae); **figura 60:** Lâmina bipinada-pinatífida de *Diplazium rostratum* Fée; **figura 61:** Lâmina pseudodicotômica de *Sticherus bifidus* (Willd.) Ching (Gleicheniaceae)

Fonte: Figura 59: I. Aximoff; figura 60: C. Mynssen; figura 61: L. Sylvestre.

A **coloração** é observada em cada face da lâmina. Quando ambas as faces possuem a mesma coloração, a lâmina é chamada de concolor. Se as cores forem diferentes entre si, essa é denominada bicolor ou discolor. Algumas espécies apresentam nítida diferença de coloração entre as folhas jovens e adultas (figura 70). Esse caráter é comum em alguns grupos, como Blechnaceae, Desmophlebiaceae, Didymochlaenaceae, entre outros.

A **nervura** principal da lâmina é denominada **costa**, e, a partir dela, saem nervuras secundárias em direção à margem da lâmina. Quando as nervuras secundárias (vênulas) não são conectadas entre si, são chamadas de nervuras ou vênulas **livres**, e podem ser simples (figura 71) ou furcadas (figura 72). O número de furcas das vênulas é importante taxonomicamente em alguns grupos, como na família Gleicheniaceae.

Figura 62: Ápice agudo da lâmina foliar de *Pleopeltis macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf. (Polypodiaceae). Detalhe para o soro jovem recoberto por escamas (seta); **figura 63:** Ápice acuminado da lâmina foliar de *Elaphoglossum scolopendrifolium* (Raddi) J. Sm. (Dryopteridaceae); **figura 64:** Pina apical conforme de *Asplenium oligophyllum* Kaulf. (Aspleniaceae); **figura 65:** Pina terminal pinatífida de *Asplenium mourai* Hieron. (Aspleniaceae)



Fonte: Figura 62: C. Mynssen; figuras 63-65: L. Sylvestre.

Figura 66: Base sagitada da lâmina de *Doryopteris sagittifolia* (Raddi) J.Sm. (Pteridaceae); **figura 67:** Margem crenada das pínulas de *Diplazium leptocarpon* Fée (Athyriaceae); **figura 68:** Margem serreada das pinas de *Asplenium camposportoi* Brade (Aspleniaceae); **figura 69:** Lâmina membranácea de *Hymenophyllum hirsutum* (L.) Sw. (Hymenophyllaceae)

Fonte: Figuras 66 e 68: L. Sylvestre; figura 67: C. Mynssen; figura 69: R.B. Mello.

Se as vênulas são conectadas entre si, diz-se que a venação é **anastomosada** ou areolada, ou seja, as aréolas (espaço limitado pelas vênulas) formam uma malha entre a costa e a margem da lâmina. As aréolas podem conter vênulas inclusas (figura 73) ou não (figura 74).

Figura 70: Frondes jovens avermelhadas de *Cranfillia sampaioana* (Brade) Gasper & V.A.O. Dittrich (Blechnacee); **figura 71:** Nervuras livres não furcadas (simples) dos segmentos de *Alsophila capensis* (L.f.) J.Sm. (Cyatheaceae); **figura 72:** Nervuras furcadas das pínulas de *Polybotrya speciosa* (Dryopteridaceae); **figura 73:** Nervuras areoladas com vênulas livres inclusas de *Campyloneurum decurrens* (Raddi) C. Presl (Polypodiaceae); **figura 74:** Nervuras areoladas sem vênulas livres inclusas de *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Polypodiaceae). Foto: L. Sylvestre

Fonte: Figuras 70, 71 e 73: C. Mynssen; figuras 72 e 74: Sylvestre.

e. Formas reduzidas

Em alguns grupos de samambaias, as folhas são reduzidas e apresentam uma morfologia completamente distinta. Na família Equisetaceae, as folhas são verticiladas, estão fusionadas por uma bainha e possuem os ápices livres em forma de dentes (figura 75). No gênero *Psilotum* (Psilotaceae), os eixos caulinares que são ramificados dicotomicamente apresentam projeções simples ou bífidas (figura 76), que são consideradas folhas reduzidas (Vasco et al., 2013).

Figura 75: Folhas escamiformes de *Equisetum giganteum* L. (Equisetaceae); **figura 76:** folha reduzida (bífida) de *Psilotum nudum* (L.) Beauv. (Psilotaceae)

Fonte: Figuras 75 e 76: Sylvestre.

6. Indumento

A superfície dos órgãos vegetativos e, muitas vezes, dos reprodutivos pode ser glabra (ou seja, lisa) ou revestida por diferentes tipos de indumento. O indumento é formado por estruturas que têm origem epidérmica e que podem ser escamas ou tricomas. Essas estruturas têm como principal função a proteção mecânica dos órgãos da planta, podendo também atuar na absorção de água, na produção

de compostos secundários e no controle hídrico. São especialmente abundantes nos órgãos em atividade meristemática intensa, como ápices caulinares e báculos. A densidade, forma e posição desses apêndices epidérmicos são importantes na delimitação taxonômica das plantas.

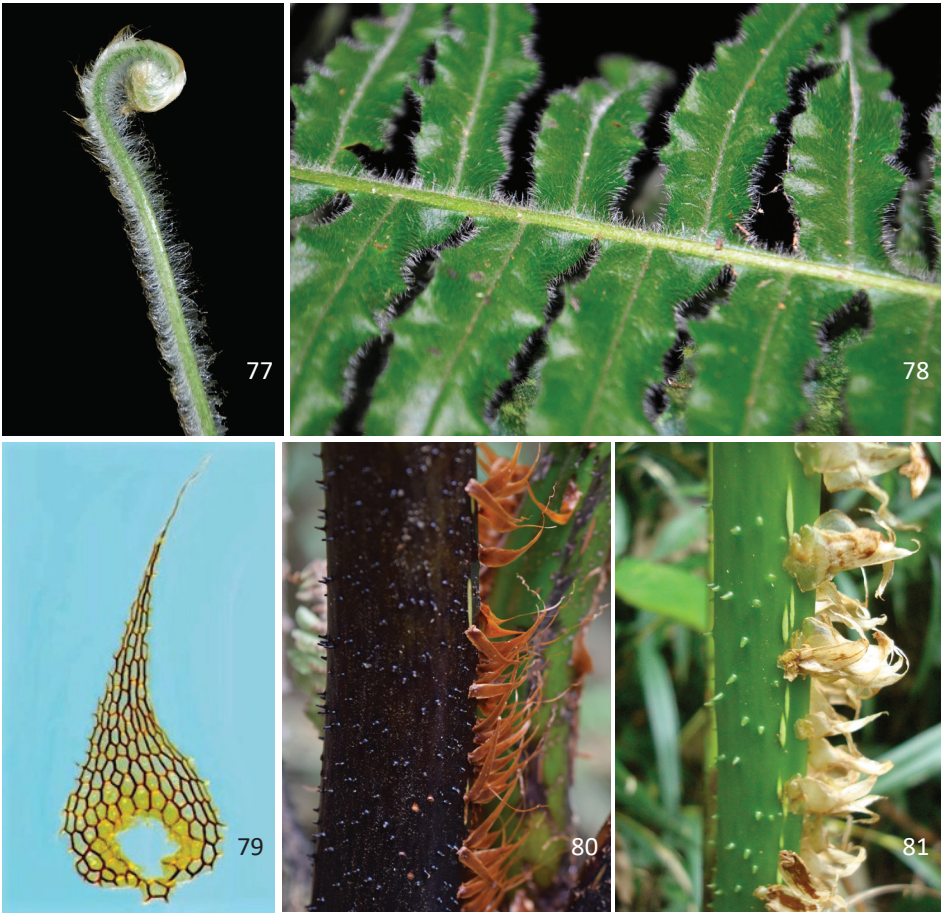
a. Tricoma

Na morfologia de samambaias e licófitas, o termo "tricoma" é usado para designar um tipo de apêndice epidérmico unisseriado, filiforme, uni ou pluricelular semelhante a um pelo. Pode ser simples (figuras 77 e 78) ou ramificado (figura 16), glandular (veja o capítulo 3 deste livro, figura 1a e b) ou não (Ogura, 1972). Pode ter formas diversas, tais como aciculado, catenado, setiforme, estrelado, entre outras. A forma do tricoma, aliada ao seu padrão de distribuição na superfície, também pode variar (hirsuto, híspido, lanoso, pubescente, estrigoso, tomentoso ou viloso) (Lellinger et al., 2002).

b. Escama

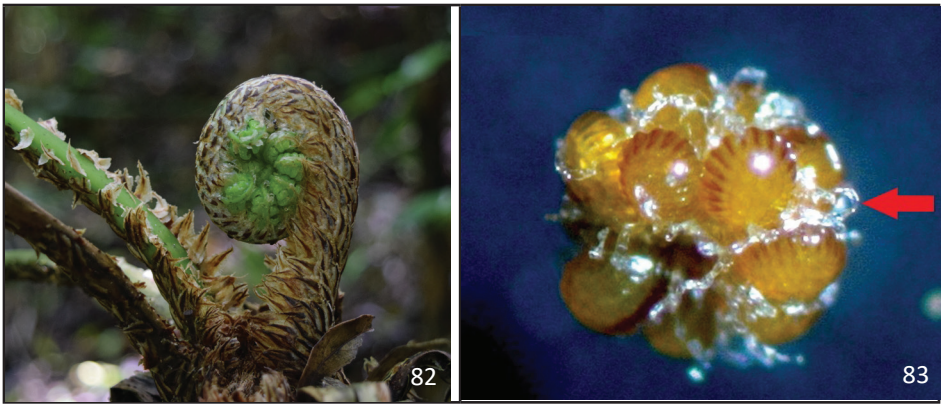
A escama é um apêndice epidérmico multicelular plano, achatado, com mais de uma célula de espessura na base (Ogura, 1972) (figura 79). Geralmente apresenta forma lanceolada, linear ou orbicular, com uma extensa variação morfológica. A base é plana ou bulada (inflada), de fixação basifixa, dorsifixa ou peltada. O ápice pode ser obtuso, arredondado, agudo, acuminado ou longo acuminado, algumas vezes, terminando em um prolongamento filiforme. As escamas podem ser concolores (figuras 80 e 81), com cores variadas ou bicolores (figura 82). Algumas são clatradas (figura 79), quando as paredes laterais das células são escuras (nigrescentes ou castanho-escuras) e o lume celular, hialino. Nessas escamas, as células da margem apresentam a parede periclinal externa sem espessamento, diferentemente das suas paredes laterais internas, que são espessadas. As escamas são "conformes", quando as células da margem são semelhantes às do corpo, ou "marginadas", quando as células da margem são diferenciadas. A margem pode ser inteira até lacerada, ciliada ou não. Algumas escamas podem ainda apresentar tricomas em sua superfície (comosas).

Figura 77: Tricomas revestindo o báculo de *Anemia collina* Sm. (Anemiaceae); **figura 78:** Tricomas da lâmina foliar de *Pteris lechleri* Mett. (Pteridaceae); **figura 79:** Escama clatrada do caule de *Asplenium camposportoi* Brade (Aspleniaceae); **figura 80:** Escama da base do pecíolo de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae); **figura 81:** Escama da base do pecíolo e aeróforos lineares de *Cyathea hirsuta* C. Presl (Cyatheaceae)



Fonte: Figuras 77, 78 e 79: L. Sylvestre; figura 80: R.S. Pereira; figura 81: R.B. Mello.

Figura 82: Escama da base do pecíolo e do báculo de *Cyathea dichromatolepis* (Fée) Domin (Cyatheaceae); **figura 83:** Paráfises filiformes (seta) no soro de *Cyathea microdonta* (Desv.) Domin (Cyatheaceae)



Fonte: Figura 82: R.S. Pereira; figura 83: C. Mynssen.

c. Alguns outros tipos de indumento

Alguns grupos de samambaias apresentam apêndices epidérmicos bastante característicos. Nos eixos foliares de muitas Cyatheaceae, podemos encontrar um **indumento furfuráceo**, formado por minúsculos tricomas (também chamados de **tricomídios**) e escamas (**escâmulas**), com aspecto geral semelhante a uma "caspa".

Algumas espécies de samambaias produzem escamas minúsculas, achatadas, com bordos muito irregulares, que ocorrem tanto nos eixos como na superfície da lâmina foliar. Tais estruturas são denominadas **protoescamas** e ocorrem em algumas espécies de *Diplazium* (Athyriaceae) e em Marattiales.

Tricomas que se desenvolvem no receptáculo dos soros em meio aos esporângios são denominados de **paráfises** (figura 83) e têm como função proteger os esporângios em seu desenvolvimento, especialmente em soros desprovidos de indúsio (ver adiante).

7. Estruturas especializadas

No eixo vegetativo de uma samambaia, podem ser encontradas estruturas especializadas para o desempenho de diversas funções. Os **hidatódios** ocorrem na face abaxial das folhas, sempre no final de uma nervura, que geralmente termina com um ápice espessado. Após o processo de gutação, a água evapora, e pontos

brancos (manchas hidatódicas) são observados sobre essas estruturas, correspondendo a depósitos de sais que se precipitam durante esse processo (figura 84).

Aeróforos são estruturas responsáveis por trocas gasosas (Davies, 1991) e ocorrem como duas linhas de coloração clara localizadas dorso-lateralmente no pecíolo, como em Cyatheaceae (figuras 81-85) ou como projeções intumescidas e digitiformes nas axilas de pinas de algumas Thelypteridaceae.

Gemas podem ser formadas ao longo ou no ápice dos eixos foliares, produzindo vegetativamente uma nova planta (figura 86).

Nectários foliares também ocorrem em samambaias, e esse tema é abordado com maior detalhe no capítulo 12 deste livro.

As frondes de espécies do gênero *Alsophila* (Cyatheaceae) possuem, na porção basal do pecíolo, uma estrutura muito segmentada e completamente distinta das outras pinas da lâmina, que é chamada de **aflébia** (figuras 87 e 88).

Figura 84: Hidatódios na face adaxial da lâmina de *Campyloneurum austrobrasilianum*, evidenciados pelas manchas hidatódicas (seta); **figura 85:** aeróforos em *Cyathea hirsuta* (seta)

Fonte: Figura 84: C. Mynssen; figura 85: R.B. Mello.

Figura 86: Plântula desenvolvida a partir da gema foliar de *Doryopteris nobilis* (T. Moore) C. Chr. (Pteridaceae)

Fonte: L. Sylvestre.

Figura 87: Aflébias na base dos pecíolos de *Alsophila capensis* (L.f.) J. Sm. (Cyatheaceae); **figura 88:** Detalhe das aflébias na base do pecíolo de *Alsophila capensis*

Fonte: Figuras 87 e 88: L. Sylvestre.

Esporângio

O esporófito diploide predomina no ciclo de vida das samambaias e licófitas, sendo, portanto, sua fase mais duradoura. O esporófito surge a partir de um processo de fecundação ocorrido pela fusão de dois gametas, o que ocorre

no gametófito haploide passando, a seguir, a se estabelecer no substrato. Após seu completo desenvolvimento, ele atinge a fase adulta e produz os **esporângios**, que são os órgãos responsáveis pela formação de esporos por meio de uma divisão reducional (meiose). Esses esporos sofrem um processo de amadurecimento ainda dentro do esporângio, incluindo a formação de uma parede bastante resistente. Nesse momento, eles são liberados e lançados no ambiente, podendo formar novos gametófitos. Os esporângios, pela sua origem e estrutura, podem ser distintos em eusporângios e leptosporângios.

8. Eusporângio

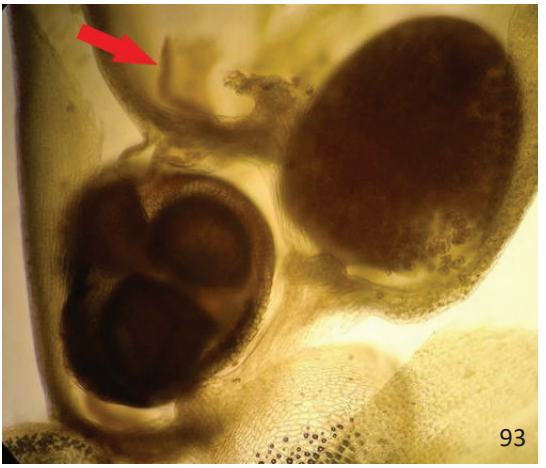
O eusporângio é o tipo de esporângio que ocorre nas licófitas e nas samambaias mais basais. Este é formado a partir de um grupo de células iniciais superficiais, que produzem um esporângio com paredes grossas, com muitas células de espessura. Não possuem nenhuma estrutura que auxilie na liberação dos esporos que produzem. Esse caráter está também presente em todas as linhagens evolutivas de briófitas e se manteve em algumas linhagens de samambaias não diretamente relacionadas entre si, além das plantas com sementes, correspondendo, assim, a uma simplesiomorfia. A disposição dos eusporângios na planta varia de acordo com o grupo.

Nas **licófitas** (Classe Lycopodiopsida), os esporângios estão localizados na face adaxial dos **esporofilos** (figura 89), que consistem em uma das principais sinapomorfias desse grupo. Cada esporofilo contém apenas um único esporângio. O esporofilo pode ou não ser morfologicamente semelhante aos microfilos vegetativos. Podem estar organizados em **estróbilos** na terminação dos ramos (figura 90) ou não (figura 91). Nas licófitas homospóricas, é formado apenas um tipo de esporângio (figura 91), que produz esporos de mesma forma e tamanho, como nas Lycopodiaceae. Nas licófitas heterospóricas, são formados dois tipos de esporângios: os **megasporângios**, produtores de megásporos; e os **microsporângios**, produtores de micrósporos, como nas Selaginellaceae (figuras 92 e 93) e Isoetaceae (figuras 94 e 95). Em *Isoetes*, os esporângios estão inseridos em uma cavidade na base dos esporofilos e apresentam trabéculas (paredes) transversais (figura 95, seta). Os gametófitos formados a partir de uma planta heterosporada são dioicos e endospóricos, sendo, portanto, de tamanho muito reduzido.

Figura 89: Microfilo fértil (esporofilo) de *Selaginella sulcata* (Selaginellaceae). A seta indica a posição do esporângio; **figura 90:** Estróbilo de *Lycopodiella duseniana* (B. Øllg. & P.G. Windisch) B. Øllg. (Lycopodiaceae); **figura 91:** Ramo fértil de *Phlegmariurus reflexus* (Lam.) B. Øllg., (Lycopodiaceae), evidenciando esporofilos não organizados em estróbilos. Os esporângios iguais indicam que se trata de uma planta homospórica

Fonte: Figuras 89 e 90: L. Sylvestre; figura 91: M.M. Saavedra.

Figura 92: Esporofilos de uma licófita heterospórica, *Selaginella sulcata*. O megasporângio (direita) forma quatro megásporos e o microsporângio (esquerda) produz milhares de micrósporos; **figura 93:** Detalhe do estróbilo de *Selaginella muscosa* Spring, evidenciando megasporângio (esquerda) e microsporângio (direita). A lígula pode ser visualizada no alto à esquerda (seta)



Fonte: Figuras 92 e 93: L. Sylvestre.

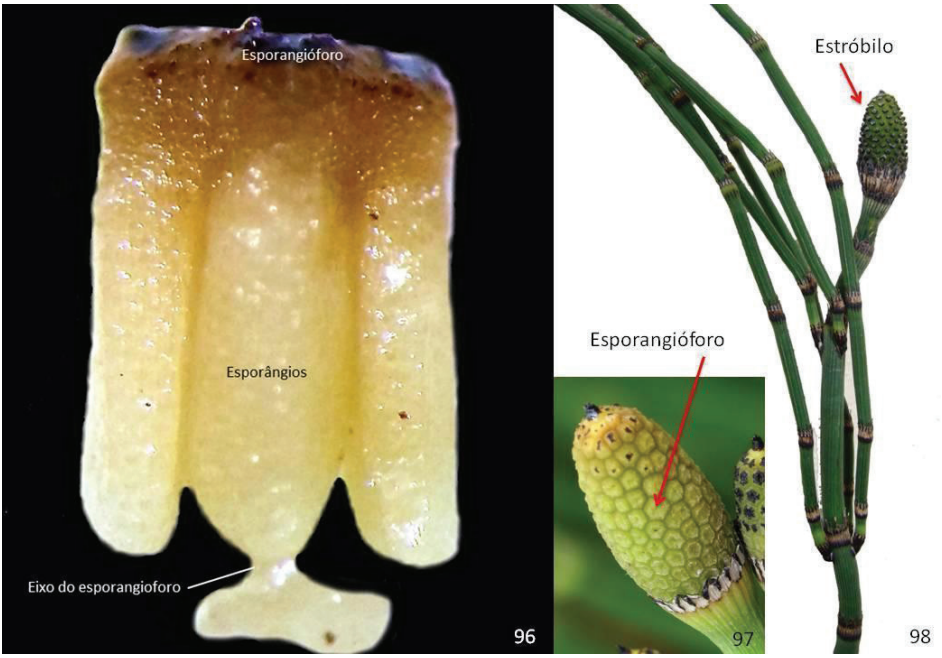
Figura 94: Hábito de *Isoetes goebelii*; **figura 95:** Corte longitudinal de *Isoetes goebelii*, evidenciando os megasporângios (com esporos brancos – Me) e os microsporângios (com conteúdo acinzentado – Mi) na base dos esporofilos. As trabéculas são visíveis no interior dos esporângios (seta – megasporângio)

Fonte: Figura 94: L. Sylvestre; figura 95: C. Mynssen.

Três linhagens da Classe Polypodiopsida produzem eusporângios, correspondendo às subclasses Equisetidae (cavalinhas), Ophioglossidae (*Ophioglossum* e *Psilotum*) e Marattiidae (marátias).

Na subclasse Equisetidae, os esporângios estão dispostos na parte inferior de uma estrutura em forma de guarda-chuva denominada **esporangióforo** (figura 96). Vários esporangióforos se organizam no ápice dos ramos (figura 97), formando um **estróbilo** terminal (figura 98).

Figura 96: Esporangióforo de *Equisetum hyemale* L. (Equisetaceae); figura 97: detalhe do estróbilo de *E. hyemale*, indicando o esporangióforo (seta); figura 98: Ramo fértil de *E. hyemale*, com estróbilo terminal



Fonte: Figuras 96 e 98: L. Sylvestre; figura 97: "Horsetail Strobili" by BlueRidgeKitties is licensed under CC BY-NC-SA 2.0.

Os esporângios das Ophioglossales são sésseis e organizados em um eixo, formando um **esporóforo** inteiro (figura 99) ou dividido (figura 100). Quando as paredes de esporângios adjacentes se fundem, formam uma estrutura única denominada **sinângio**. Os esporângios de *Psilotum* (Ordem Psilotales) são organizados em sinângios (figura 101), que se localizam lateralmente ao caule aéreo, sendo sustentado por uma folha vestigial bífida (figura 76). Em *Psilotum nudum*

(L.) Beauv. (Psilotaceae), os sinângios são formados por três esporângios lateralmente unidos (figura 102).

Figura 99: Ramo fértil de *Ophioglossum nudicaule* L. f. (Ophioglossaceae) – espiga com esporângios adnatos; **figura 100:** Ramo fértil de *Sceptridium australe* (R. Br.) Lyon (Ophioglossaceae) – panícula

Fonte: L. Sylvestre.

Figura 101: Sinângios de *Psilotum nudum* (L.) Beauv. (Psilotaceae); **figura 102:** Sinângio de *Psilotum nudum* em corte transversal, evidenciando três esporângios com paredes adnatas. Repare a massa de esporos claros no interior de cada esporângio

Fonte: L. Sylvestre.

Sinângios também são encontrados na Subclasse Maratiidae, sendo que são formados por um grande número de esporângios. Os sinângios localizam-se na face abaxial da lâmina foliar e podem ser pedunculados, como em *Eupodium kaulfussii* (J.Sm.) J. Sm in Hook. (figura 103), ou sésseis.

Figura 103: Sinângios pedunculados na face abaxial das frondes de *Eupodium kaulfussii* (J.Sm.) J.Sm in Hook. (Marattiaceae)

Fonte: R.B. Mello.

b. Leptosporângio

O leptosporângio corresponde a uma sinapomorfia da Subclasse Polypodiidae. Essa estrutura é formada a partir de uma única célula inicial superficial, que produz um esporângio com paredes delgadas, com apenas uma célula de espessura. Diferentemente dos eusporângios, os leptosporângios possuem ânulo, que é um conjunto ou uma faixa de células de paredes inteira ou parcialmente espessadas. O ânulo tem a capacidade de se contrair, permitindo o rompimento do esporângio e auxiliando na dispersão dos esporos. Cerca de 64 esporos são formados por esporângio, exceto nos grupos mais basais, como nas Osmundales. O caráter plesiomórfico corresponde ao ânulo formado por um agrupamento de células, que pode ser **apical** (figura 104), como em Schizaeales, ou em **escudo lateral**, como em Osmundales (figura 105). A condição apomórfica ocorre no ânulo em faixa, que pode ser **oblíquo** (figura 106), como em Cyatheaceae, ou **longitudinal** (figura 107). Esse último é uma sinapomorfia da Ordem Polypodiales, sendo a forma mais eficiente na dispersão dos esporos.

Figura 104: Leptosporângio com ânulo apical em *Anemia phyllitidis* (L.) Sw. (Anemiaceae); **figura 105:** Leptosporângio com ânulo em escudo lateral de *Osmunda spectabilis* Willd. (Osmundaceae); **figura 106:** Leptosporângio com ânulo oblíquo em *Cyathea microdonta* (Desv.) Domin (Cyatheaceae; **figura 107:** Leptosporângio com ânulo longitudinal em *Pteris longifolia* L. (Pteridaceae)

Fonte: Figuras 104, 105 e 107: L. Sylvestre; figura 106: "Exploded Tree fern sporangia" by ibsut is licensed with CC BY-NC-SA 2.0.

9. Formas de organização dos esporângios – samambaias leptosporangiadas

Algumas das principais características que prontamente distinguem vários grupos de samambaias estão relacionadas à forma de organização dos esporângios. Nas samambaias leptosporangiadas, os esporângios estão sempre associados a estruturas foliares, destituídas ou não de um tecido laminar conspícuo. Ocorrem geralmente na face abaxial ou na margem da lâmina foliar. Os soros, espigas e esporocarpos são os principais tipos encontrados.

a. Soro

Soro é um conjunto de esporângios inseridos em um receptáculo comum. A posição e a forma são bastante distintas, ocasionando uma grande diversidade morfológica. Quanto à posição, ocorrem na face dorsal (**soros dorsais** – figura 108) ou na margem (**soros marginais** – figura 109) da lâmina foliar. Podem apresentar uma membrana de origem epidérmica, denominada **indúsio**, que cobre parcialmente ou totalmente o soro (figura 108), protegendo os jovens esporângios durante o seu desenvolvimento. Quando o soro marginal apresenta um indúsio formado pela lâmina foliar revoluta, ele é denominado de **pseudoindúsio** (figura 110). Nos soros maduros, o indúsio geralmente desidrata ou cai, facilitando a dispersão dos esporos. Muitas espécies são destituídas de indúsio (figuras 62 e 111), e, nesse caso, geralmente existem outras estruturas que ajudam na proteção dos esporângios, tais como uma grande densidade de paráfises (tricomas que ocorrem entre os esporângios) (figura 83) ou escamas que podem ocorrer em torno ou sobre o soro, como em *Pleopeltis* (figura 62 – soros mais jovens).

Os soros podem ser **arredondados** (figuras 62, 108, 111), **elípticos** (figura 112) ou **alongados** (também chamados de lineares) (figura 113, 114, 115). Alguns soros alongados são unilaterais (o indúsio ocorre apenas em um lado da nervura – figuras 112, 114), enquanto outros são diplazioides (o indúsio ocorre nos dois lados da nervura – figura 115). Outros são **reticulados** (o soro se desenvolve sobre as nervuras reticuladas – figura 116), **acrosticoides** (o soro ocupa toda a face abaxial da lâmina foliar – figura 117), ou, ainda, podem formar **cenosoros** (o soro ocupa continuamente uma grande área da lâmina foliar – figura 118). Os soros marginais das Hymenophyllaceae podem apresentar indúsios **cônicos** (*Vandenboschia* – figura 119), ou **bivalvares** (*Hymenophyllum* – figura 120). Indúsios bivalvares também podem ser encontrados em *Dicksonia* (figura 121).

Em *Lygodium*, os esporângios são protegidos por pequenos lobos localizados em segmentos marginais (figura 122).

Figura 108: Soros dorsais arredondados com indúsio de *Dryopteris wallichiana* (Spreng.) Hyl.; **figura 109:** Soros marginais alongados de *Doryopteris varians* (Raddi) J.Sm; **figura 110:** Pseudoindúsio em soros marginais alongados de *Pteris altissima* Poir. (Pteridaceae); **figura 111:** Soros dorsais arredondados sem indúsio de *Cyathea microdonta* (Desv.) Domin

Fonte: Figura 108: L. Sylvestre; figuras 109, 110 e 111: C. Mynssen.

Nos soros **simples**, todos os esporângios se desenvolvem simultaneamente (Ex.: Gleicheniaceae); nos soros **graduais**, a maturação dos esporângios se dá da periferia para o centro do receptáculo (Ex.: Hymenophyllaceae); e, nos soros **mistos** (figura 123), todo o receptáculo produz esporângios de forma contínua (Ex.: toda a Ordem Polypodiales).

b. Espiga (ou soróforo)

Na espiga, os esporângios estão localizados em um eixo foliar, destituído de um tecido laminar conspícuo. Quando os eixos são ramificados, são denominadas panículas. Toda a folha ou somente algumas pinas se modificam para formar espigas, tais como em Anemiaceae (figuras 124 e 125) e Osmundaceae.

Figura 112: Soros elípticos em *Asplenium auritum* Sw.; **figura 113:** Soros alongados em *Neoblechnum brasiliense*; **figura 114:** Soros alongados unilaterais em *Asplenium oligophyllum* Kaulf. (Aspleniaceae); **figura 115:** Soros alongados diplazioides em *Diplazium ambiguum* Raddi (Athyriaceae)

Fonte: Figuras 112 a 115: L. Sylvestre.

Figura 116: Soros reticulados em *Hemionitis palmata* L. (Pteridaceae); **figura 117:** Soros acrosticoides em *Elaphoglossum squamipes* (Hook.) T. Moore (Dryopteridaceae); **figura 118:** Cenosoro em *Platycerium bifurcatum* (Cav.) C.Chr.

Fonte: Figuras 116 e 117: C. Mynssen; figura 118: L. Sylvestre.

Figura 119: Indúsios cônicos em *Vandenboschia radicans* (Sw.) Copel. (Hymenophyllaceae); **figura 120:** Indúsios bivalvares em *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. (Hymenophyllaceae); **figura 121:** Indúsios bivalvares em *Dicksonia sellowiana*

Fonte: Figura 119: R.B. Mello; figuras 120 e 121: C. Mynssen.

Figura 122: Pínulas férteis de *Lygodium volubile* Sw.; **figura 123:** Soro misto em *Christella dentata* (Forssk.) Brownsey & Jermy

Fonte: Figuras 122-123: L. Sylvestre.

Figura 124: Espigas formadas a partir das pinas basais modificadas em *Anemia phyllitidis*; **figura 125:** Detalhe da espiga em *Anemia collina* Raddi

Fonte: Figuras 124-125: L. Sylvestre.

c. Esporocarpo

Estrutura geralmente globosa, fechada, que contém esporângios. Ocorre nas samambaias aquáticas heterosporadas da Ordem Salviniales. Em Salviniaceae, a parede do esporocarpo é delgada e provavelmente derivada de um indúsio modificado (figuras 126, 127). Microsporângios e megasporângios ocorrem em esporocarpos diferentes. Em Marsileaceae, os esporocarpos são rígidos (figura 128) e provavelmente são derivados de folhas ou pinas modificadas. No interior dos esporocarpos são encontrados pequenos soros, que contêm tanto microsporângios quanto megasporângios. Como a dispersão dos esporos é na água, esses esporângios são destituídos de ânulo ou ele é atrofiado.

Figura 126: Esporocarpos em folhas submersas de *Salvinia auriculata* Aubl.; **figura 127:** Detalhe dos esporocarpos de *Salvinia auriculada*, evidenciando os megasporângios

Fonte: Figuras 126-127: M.G. Santos.

Figura 128: Esporocarpos (seta) de *Marsilea drummondii*

Fonte: Figura 128: L. Sylvestre.

10. Esporos

Os esporos são células haploides, produto da meiose. Após a dispersão, germinam, formando os gametófitos. Os esporos se formam no interior dos esporângios a partir de esporócitos diploides. Esses esporócitos, que possuem paredes delgadas, formam **tétrades** após o processo de divisão reducional. As tétrades são então formadas pelos quatro esporos haploides, a partir de um mesmo esporócito. Inicialmente, as paredes dessas células são delgadas e, com base em substâncias produzidas a partir do tapete (camada mais interna dos esporângios), essas paredes se tornam mais espessas e rígidas. A esporopolenina é a principal substância responsável pela rigidez das paredes dos esporos.

De acordo com a forma e a posição dos esporos na tétrade, podemos reconhecer dois tipos morfológicos de esporos: os esporos **triletes** (condição ancestral) são aqueles que apresentam simetria radiada e possuem uma lesão trífida no polo proximal (figura 129); os esporos **monoletes** (condição derivada) apresentam simetria bilateral e lesão linear simples, não modificada, no polo proximal (figura 130).

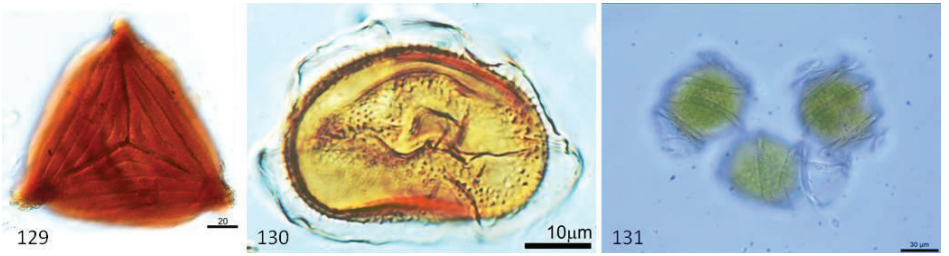
A estrutura da parede do esporo é formada pela **intina** (ou endospório), formada por celulose, que não é conservada no processo de fossilização. A **exina** (ou exospório) é formada por esporopolenina e, portanto, resiste ao processo de fossilização. A exina pode ser variadamente ornamentada. Uma terceira camada encontrada no grupo é a **perina** (ou perispório), também formada por esporopolenina e, também, muito ornamentada. Sua origem é atribuída à desintegração do tapete e sua decomposição sobre a exina (Lellinger, 2002).

Os principais padrões de ornamentação da exina e da perina podem ser consultados em Tryon e Lugardon (1990) e Lellinger (2002).

Os esporos de *Equisetum* são os únicos a apresentar elatérios em suas paredes (figura 131). São quatro estruturas higroscópicas em formato de fita, auxiliando ativamente na dispersão.

Os caracteres morfológicos são fundamentais no reconhecimento da identidade das plantas. A precisão dos termos é essencial na utilização de chaves e na compreensão das descrições taxonômicas. O conteúdo aqui apresentado não esgota a diversidade morfológica encontrada nas samambaias e licófitas, mas oferece um suporte, em língua portuguesa, para aqueles interessados em conhecer melhor esses grupos de plantas. Esperamos, por meio deste trabalho, incentivar a formação de novas gerações de pteridólogos, que venham contribuir, continuamente, para o maior conhecimento e preservação da flora do nosso País.

Figura 129: Esporo trilete de *Anemia retroflexa* Brade (Anemiaceae); **figura 130:** Esporo monolete de *Asplenium scandicinum* Kaulf. (Aspleniaceae); **figura 131:** Esporos com elatérios de *Equisetum hyemale* (material hidratado, com elatérios envolvendo o esporo clorofilado). Escalas: 129 e 131 – 20 μm; 130 – 10 μm. Todas as imagens foram obtidas por meio de microscopia de luz



Fonte: Figuras 129-130: Ybert et al. (2016); figura 131: S.M. Pereira.

Agradecimentos

A todos os estudantes ativos e egressos vinculados ao nosso grupo de pesquisa, pela ajuda nos diversos momentos de confecção deste capítulo. Agradecemos também aos alunos das disciplinas de Pteridologia, do curso de bacharelado em Biologia Vegetal da UFRJ, e de Diversidade e Evolução de Samambaias e Licófitas, do curso de pós-graduação em Botânica do Museu Nacional/UFRJ, autores de muitas imagens cedidas para compor este capítulo.

Referências

Bell, A. B. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Portland, London: Timber Press, 2008.

Benzing, D.H. *Vascular epiphytes: general biology and related biota.* Cambridge: Cambridge University Press, 1990.

Canestraro, B. K. et al. "Reproductive and physiological ecology of climbing and terrestrial *Polybotrya* (Dryopteridaceae) at the La Selva Biological Station, Costa Rica". *International Journal of Plant Sciences,* 2014, 175, p. 432–441.

Davies, K. L. "A brief comparative survey of aerophore structure within the Filicopsida". *Botanical Journal of the Linnean Society,* 1991, 107, p. 115–137.

Kenrick, P. e Crane, P. R. *The origin and early diversification of Land Plants: a cladistics study*. Washington: Smithsonian Institution Press, 1997.

Lellinger, D. B. *A modern multilingual glossary for taxonomic Pteridology*. Washington, D.C.: American Fern Society, 2002.

Nitta, J. H. e Epps, M. J. "Hemi-epiphytism in *Vandenboschia collariata* (Hymenophyllaceae)". *Brittonia*, 2009, 61 (4), p. 392-397.

Ogura, Y. *Comparative anatomy of vegetative organs of the pteridophytes*. Berlin: Borntraeger, 1972.

Pita, P. B. et al. "Morfologia externa e interna de raiz e caule de espécies de *Huperzia* Bernh. (Lycopodiaceae – Pteridophyta) do Brasil". *Hoehnea*, 2006, 33 (4), p. 495-510.

PPG-I. "A community-derived classification for extant lycophytes and ferns". *Journal of Systematics and Evolution*, 2016, 54 (6), p. 563–603.

Pryer, K. M. et al. "Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early Leptosporangiate divergences". *American Journal of Botany*, 2004, 91 (10), p. 1582-1598.

Rothwell, G. W. e Karrfalt, E. E. "Growth, development, and systematics of ferns: does *Botrychium* s.l. (Ophioglossales) really produce secondary xylem?". *American Journal of Botany*, 2008, 95 (4), p. 414–423.

Souza, V. C. et al. *Introdução à Botânica: morfologia*. São Paulo: Instituto Plantarum, 2013.

Stearn, W.T. *Botanical Latin.* Portland: Ed. Timber Press, 2004.

Tryon, A. e Lugardon, B. *Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure and diversity based on electron microscope studies.* New York: Springer-Verlag, 1990.

Vasco, A. et al. "The morphology, evolution and development of fern leaves". *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 345.

Ybert, J-P. et al. *Esporos de samambaias do estado do Rio de Janeiro, Brasil: Anemiaceae – Aspleniaceae*. Rio de Janeiro: Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2016.

Fonte: Augusto C.P. Santiago.

Capítulo 3
Anatomia do eixo vegetativo de samambaias e licófitas

Maria Luiza Ribeiro da Costa Ribeiro
Moemy Gomes de Moraes
Ricardo Cardoso Vieira

Licófitas e samambaias, durante seu longo período de evolução, conquistaram os mais variados hábitats e formas de vida e ocuparam diferentes tipos de substratos. Algumas novidades anatômicas dessas plantas certamente contribuíram para tal sucesso (Sharpe et al., 2010). A evolução da organização do sistema vascular, por exemplo, permitiu o transporte de água e nutrientes a grandes distâncias, sendo o maior responsável pelo aumento do tamanho das plantas (Ambrose e Purugganam, 2013).

Em complexidade morfológica, o esporófito das samambaias é comparável ao esporófito das plantas com sementes. Entretanto, diferenças consideráveis existem, como a ausência de crescimento secundário nas espécies viventes, a falta de um embrião bipolar e variações nas ramificações do caule (Ambrose e Purugganam, 2013; Schneider et al., 2002).

Assim como ocorre com as angiospermas e as gimnospermas, a anatomia das samambaias e das licófitas é estudada desde o início do século passado (White e Turner, 1995). A análise anatômica permitiu elucidar questões taxonômicas, melhorar nossa compreensão sobre sua fisiologia e ecologia e mesmo fazer algumas inferências sobre a evolução desses grupos.

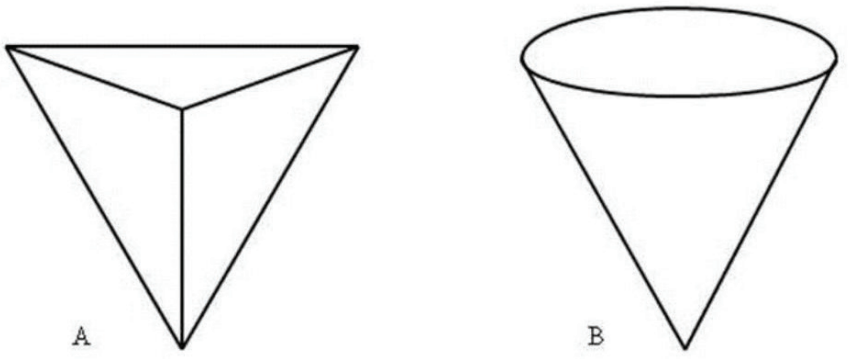
1. Meristemas e desenvolvimento do esporófito

Meristemas são regiões envolvidas com divisão celular e crescimento. Nos esporófitos de eufilófitas, ocorrem pelo menos três tipos de meristemas: o meristema apical do caule, da raiz e o meristema foliar (Schneider et al., 2002).

Nas licófitas, é possível observar dois tipos contrastantes de meristema apical do caule. No tipo *Selaginella* podem existir uma ou duas células apicais ou, ainda, uma camada com células iniciais. Todas as outras células do meristema estão interligadas por uma rede de alta densidade de plasmodesmos, que são linhagem-específicos e se formam durante a divisão celular (Dolzblasz e Myskow, 2018; Frank et al., 2015; Harrison e Rezvani, 2007). No tipo encontrado em Lycopodiaceae e Isoteaceae, não existe uma célula inicial, mas um grupo de iniciais, como ocorre nas plantas com sementes. Esse segundo tipo de meristema é ainda caracterizado por apresentar uma baixa densidade de plasmodesmos que são interface- específicos. Nas samambaias, o meristema apical do caule apresenta uma célula inicial, com rede de plasmodesmos do tipo linhagem-específicos (Ambrose e Purugganam, 2013; Imaichi e Hiratsuka, 2007).

A célula apical pode ser conspícua (*Equisetum*, *Psilotum* e espécies de *Selaginella*) ou inconspícua e de localização não bem definida (samambaias eusporangiadas). Mais comumente, a célula apical do caule é piramidal e, dessa forma, possui quatro lados (figura 1A). A base da pirâmide corresponde à parede periclinal externa, voltada para a superfície apical livre, e os outros três lados, voltados para a base do caule. A célula apical divide-se regularmente, formando uma sequência em hélice e adicionando derivadas adjacentes às paredes basais da pirâmide (Evert, 2006). Em algumas espécies, as células apicais podem ter três lados, e isso, invariavelmente, resulta em caules de simetria bilateral (*Salvinia*, *Marsilea* e *Azolla*). Em *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Dennstaedtiaceae), uma célula apical de três lados, denominada lenticular, pode ser observada (figura 1B). A célula lenticular apresenta uma superfície em formato de lente voltada para cima e outras duas faces divisoras triangulares voltadas para baixo (Ranker e Haufler, 2008). Na raiz, a célula piramidal apresenta quatro faces de divisão. Uma face produz as iniciais da coifa, enquanto as outras faces formam as iniciais do corpo da raiz. O processo de divisão é muito conservativo e resulta na formação de linhagens celulares previsíveis (Ambrose e Purugganam, 2013; Fujinami et al., 2017).

Figura 1: A – célula inicial piramidal; B – célula inicial lenticular



Fonte: M.L. R. da C. Ribeiro.

No passado, muitos autores atribuíram à célula apical a responsabilidade de se dividir e formar todo o corpo do vegetal. Hoje é sabido, pelo avanço de estudos cito-histoquímicos, que os meristemas das samambaias são também multicelulares com iniciais apicais que raramente se dividem, iniciais subapicais e regiões com células de divisão rápida (Ambrose e Vasco, 2016).

Assume-se que meristemas apicais com várias iniciais provavelmente têm uma vantagem sobre os meristemas apicais com uma única célula apical, porque o aumento no número de iniciais pode resultar no aumento de mutações somáticas (Ranker e Haufler, 2008).

Enquanto o crescimento primário confere o aumento em altura, o crescimento secundário permite que a planta cresça em diâmetro. O câmbio vascular é o responsável pela formação do lenho e parte da casca nas espécies arbóreas de angiospermas e gimnospermas que formam as florestas atuais. Nas florestas do carbonífero, entretanto, eram as licófitas e esfenófitas arborescentes que dominavam a paisagem.

O câmbio vascular surgiu de forma independente várias vezes ao longo da evolução das plantas. O crescimento secundário em licófitas é uma sinapomorfia do clado que inclui *Isoetes* e as extintas lepidófitas. Em *Isoetes*, o crescimento secundário é observado pela presença de um parênquima externo e um tecido vascular secundário peculiar, localizado mais internamente, com elementos crivados, células de parênquima e traqueídes. O mecanismo de funcionamento desse câmbio é, no entanto, controverso. Alguns autores acreditam na existência de um câmbio bifacial. Outro grupo acredita que, na verdade, esse câmbio é formado

de duas partes distintas: um meristema lateral e um meristema basal (Dolzblasz e Myskow, 2018; Liu et al., 2006). A atividade de tal crescimento secundário, no entanto, é inconspícua, tanto que as *Isoetes* atuais têm poucos centímetros de altura e diâmetro. Já as lepidófitas, licófitas arbóreas que dominavam as florestas do período carbonífero, podiam alcançar até 40 m de altura e 5 m de diâmetro. O câmbio vascular dessas plantas era unifacial, produzindo xilema secundário para dentro e nenhum tecido externamente (Taylor et al., 2009). Nas lepidófitas, o lenho secundário era aparentemente insignificante para a estabilidade e condução de água das árvores (Gifford e Foster, 1988). Os caules tinham também um meristema correspondente ao felogênio, originado de camadas parenquimáticas do córtex. Ele produzia, especialmente, células vivas para dentro, de modo que era formada uma periderme extremamente espessa em comparação com o lenho. Em *Lepidodendron*, esse tecido podia representar até 99% da seção transversal, razão pela qual foram denominadas "árvores-casca". A periderme consistia, principalmente, em tecidos de sustentação e, além disso, também participava da captação de água por meio das lígulas, mantidas por longo tempo, mesmo após a queda das folhas (Bresinsky et al., 2011; Gifford e Foster, 1988).

O câmbio vascular desenvolveu-se ainda nas esfenófitas. *Sphenophyllum* é o único grupo que apresenta câmbio bifacial similar ao observado nas plantas com sementes, enquanto, nas *Calamites*, o câmbio era unifacial, como o das licófitas.

Evidências de um câmbio foram encontradas em muitas linhagens pré-samambaias extintas, como *Racophyton* (Cichan e Taylor, 1990; Taylor et al., 2009). Já entre as samambaias atuais, *Botrychium* foi muitas vezes apontada como a única samambaia com crescimento secundário. Nessas plantas, o arranjo radial do xilema se assemelha muito à madeira, pois apresenta fileiras radiais de traqueídes intercalados com fileiras de células de parênquima, à semelhança dos raios medulares. Alguns pesquisadores (Beck, 1970; Kato, 1988) consideraram que espécies do gênero produziam madeira a partir de um câmbio vascular homólogo ao das plantas com sementes. No entanto, de acordo com Rothwell e Karrfalt (2008), ocorrem pontuações em todas as faces da parede celular dos traqueídes, o que é uma característica de xilema primário. Além disso, as fileiras radiais de células do xilema são produzidas por divisão contínua, que se inicia no meristema apical do caule, formando um cilindro de células procambiais arranjadas radialmente antes da diferenciação do protoxilema. O rizoma dessas plantas amadurece por um período excepcionalmente longo, que pode durar muitos anos, mas o crescimento é determinado. Dessa forma, entre as samambaias atuais, não existe nenhum registro de crescimento secundário.

2. Anatomia da raiz

Licófitas e samambaias apresentam raízes homólogas (Schneider et al., 2002) que têm em comum um padrão de desenvolvimento do tipo homorrizia, no qual o embrião não apresenta raiz primária e todas as raízes se originam do sistema caulinar (Groof e Kaplan, 1988).

As raízes dessas plantas, no entanto, diferem porque as licófitas têm ramificação dicopodial, enquanto as samambaias têm ramificações monopodiais. Em algumas licófitas, como as do gênero *Phlegmariurus*, a raiz se forma endogenamente a partir do periciclo e cresce para baixo pelo córtex do caule até emergir perto da base da planta (Ambrose e Purugganam, 2013; Pita, 2006a).

O órgão, como ocorre em outras plantas, é constituído de epiderme, córtex e cilindro vascular. Algumas características são apontadas como tendências gerais: coifa transitória produzida por um caliptrogênio, córtex com tecido mecânico em quase todas as espécies e espaços intercelulares pequenos (Scheneider et al., 2002).

As células da epiderme podem ser curtas, como as de *Polypodium* e *Asplenium*, ou longas, como as de *Adiantum*, *Ceratopteris* e *Marsilea*. Em algumas espécies de *Selaginella*, as paredes podem ser lignificadas, e mucilagem é normalmente produzida em *Lycopodium*. Os pelos radiculares podem diferenciar-se a partir de qualquer célula da epiderme ou de tricoblastos em algumas espécies de *Anemia*, *Equisetum*, *Lycopodium*, *Selaginella* e *Isoetes* (Ogura, 1972; Pita, 2006a).

No córtex, os espaços intercelulares são quase sempre pequenos, ou ainda inconspícuos, como ocorre em Aspleniaceae. Em plantas aquáticas, como nas plantas com sementes, os espaços intercelulares são grandes e abundantes. As células do parênquima têm, em sua maioria, paredes delgadas, mas, em algumas espécies, camadas do córtex externo contêm paredes com espessamentos em espiral ou hélice, que foram comparadas ao velame em sua função (Ogura, 1972). Tais espessamentos são formados por celulose e sem deposição de lignina. Acredita-se que sua ocorrência tenha relação com a proteção mecânica das pequenas raízes que ocorrem em algumas famílias. Essas células cheias de espessamentos podem atuar como um esqueleto, prevenindo o colapso da raiz durante os períodos de seca em plantas terrícolas, rupícolas e epífitas (Hernandez et al., 2013; Leroux et al., 2011). Além desses espessamentos, o próprio tecido mecânico pode estar presente, em algumas espécies, oferecendo suporte ao órgão. A distribuição do tecido mecânico varia bastante. Em alguns grupos, as células do esclerênquima ficam localizadas na parte mais interna do córtex, ao redor da endoderme (*Adiantum, Asplenium*

e Anemiaceae). Em outras, como *Selaginella* e *Equisetum*, ficam no meio córtex ou na porção mais externa (Ogura, 1972; Schneider, 1996).

A endoderme, camada mais interna do córtex, pode estar presente e bem visível ou, ainda, não pode ser distinta de outras camadas. Nas licófitas, não é possível observar estrias de Caspary evidentes ou lamela de suberina. Estudos realizados em *Huperzia lucidula*, (Michx) Trevis. (Lycopodiaceae) demonstraram que a endoderme não impede o movimento de substâncias até o cilindro central (Pita, 2006a). Já nas samambaias, a endoderme pode ser mais facilmente observada. A endoderme primária, com paredes delgadas e estrias de Caspary, é observada em alguns grupos (ex: *Azolla*, *Osmuda*, *Trichomanes* e Ophioglossaceae). Endoderme secundária, caracterizada por células suberizadas, podem ser observadas em *Pteris* e *Polypodium*. Finalmente, a endoderme terciária, com células de paredes espessas e suberizadas, é observada com frequência em *Selaginella* (Ogura, 1972).

O cilindro vascular das raízes é protostélico, com xilema exarco (com polos de protoxilema mais externo ao metaxilema central), com disposição diarca ou triarca.

3. Anatomia do caule

Existe uma grande variedade de formas e tamanhos de caules de samambaias, e tal diversidade se reflete na anatomia desse órgão. Ogura (1972) aponta que a diferenciação do caule em epiderme, córtex e estelo é muito clara e, certamente, o último é o mais estudado.

Na epiderme, as células têm formato regular, e somente as partes aéreas são cobertas por cutícula. Em *Equisetum*, pequenos cristais de sílica estão distribuídos ao longo de todo o caule (Ogura, 1972).

No córtex, a presença de amiloplastos é constante nos caules subterrâneos. O esclerênquima é frequentemente observado, com fibras que podem estar logo abaixo da epiderme ou, ainda, distribuídas por todo o córtex. Em muitas famílias, uma ou mais camadas de fibras ou células contendo compostos fenólicos podem estar localizadas no córtex interno, adjacentes à endoderme, formando uma banda circuendodérmica (Hernandez-Hernandez et al., 2012). Em algumas espécies, é comum observar galhas no córtex (Kraus et al., 1993).

O estelo inclui o tecido vascular primário (xilema e floema) do caule, mas também qualquer tecido associado, como medula, periciclo, regiões interfasciculares e lacunas foliares (Hayata, 1927; Van Tieghem e Douliout, 1886). A

endoderme não faz parte do estelo, mas por ser a camada mais interna do córtex, delimita a região ocupada por ele. Por esse motivo, o conceito é amplamente utilizado em samambaias, já que a endoderme, no caule, é geralmente muito marcante, e os limites do estelo podem ser facilmente identificados, o que não ocorre frequentemente em fanerógamas (Ogura, 1972).

Os estelos podem ser classificados como protostelos, sifonostelos e eustelos. O protostelo é o tipo mais basal, caracterizado por um sistema condutor central, sem apresentar uma medula de tecido fundamental. O sifonostelo é caracterizado por um cilindro vascular tubuliforme, não dividido em feixes vasculares, e invadido pela medula de tecido fundamental em sua região central. O sifonostelo pode ser do tipo solenostelo ou dictiostelo. O solenostelo caracteriza-se por um tubo vascular com xilema envolvido por floema em ambos os lados. Nas regiões onde divergem os traços foliares, esse tubo é interrompido por uma lacuna foliar. O dictiostelo é um tipo de sifonostelo em que várias lacunas foliares se sobrepõem, sendo um tubo interrompido, formando porções do estelo envolvidas por endoderme (meristelos). O eustelo distingue-se do sifonostelo por apresentar o cilindro vascular dividido em diversos feixes organizados em um cilindro único, envolvendo uma medula de tecido fundamental, sendo que o eustelo, como um todo, possui uma única endoderme comum, e não cada feixe envolto por endoderme própria. Esses tipos básicos podem, ainda, apresentar inúmeras variações, e a teoria do estelo interpreta esses vários tipos do ponto de vista evolutivo, postulando uma única origem filogenética para essa diversidade (Beck et al., 1982; Bresisnky et al., 2011; Gifford e Foster, 1988; Schmid, 1982).

Nas licófitas, as formas protostélicas ocorreram cedo na história evolutiva do grupo, seguidas por plantas com protostelos medulados e, finalmente, sifonostelos. Em Lycopodiaceae, é possível observar protostelos do tipo actinostelo (o xilema forma diversos polos, assumindo um formato estrelado em secção transversal) e o plectostelo (xilema e floema dispõem-se em placas), sendo o último bem característico do grupo. Já *Lepidodendron* apresenta protostelo medulado, que é apontado como principal evidência da teoria intraestelar. De acordo com a teoria, o sifonostelo evoluiu de uma falha de algumas células do procâmbio que não se desenvolveram em traqueídes. O protostelo medulado, dessa forma, representaria um estágio intermediário entre o protostelo e o sifonostelo, no qual o centro contém tanto traqueídes quanto células de parênquima (Taylor et al., 2009).

Já as samambaias apresentam uma diversidade bem maior de tipos de estelos. Algumas espécies apresentam protostelo bem simples, como o de *Gleichenia*. Já o

sifonostelo pode ser encontrado na versão anfifloica, em *Marsiela*,ou ectofloica (Gwynne-Vaughan, 1901). O dictiostelo é, no entanto, o tipo encontrado na maior parte das famílias (Mitsuta et al., 1980).

Samambaias não apresentam eustelo, mas, por algum tempo, acreditou-se que o eustelo das plantas com sementes tinha evoluído por uma dissecção contínua do sifonostelo das samambaias. *Grammatopteris* foi apontada por Jefrey (1902) como uma das evidências da evolução do eustelo a partir da fragmentação do dictiostelo. No entanto, Namboodiri e Beck (1968), observando a anatomia das progimnospermas, demonstraram que o eustelo evolui diretamente do protostelo, e que sifonostelo e eustelo não compartilham a mesma história evolutiva.

O xilema das samambaias e das licófitas tem como função maior transportar água, diferentemente das plantas lenhosas com sementes, nas quais o tecido é também responsável pelo suporte mecânico, e as plantas podem atingir, então, dezenas de metros de comprimento. Desse modo, os elementos traqueais são mais longos e largos, com diâmetro de até 100 μm e comprimento excedendo 1 cm. Não são observadas as "barreiras" hidráulicas encontradas nas coníferas, como lúmen pequeno, paredes relativamente espessas e células curtas (Pitterman et al., 2015).

Apesar de as células de condução de licófitas e samambaias servirem somente ao propósito de conduzir seiva bruta e de nenhuma outra pressão seletiva atuar sobre elas, a diversidade de células é enorme. É possível observar desde traqueídes até elementos de vaso com placa de perfuração bem definida, como os observados em *Marsilea, Woodsia* e *Pteridium*. Há, ainda, células de condução denominadas vasos escalariformes, com placas de perfuração laterais, que são observadas apenas em algumas samambaias (Carlquist, 1975; 1992; Carlquist e Schneider, 1997a; 1997 b; 1997c; 1998a; 1998b; 1998c; 1999a; 1999b; 2000a; 2000b; 2000c; 2000d; 2001; Schneider e Carlquist, 1997; 1998a; 1998b; 1998c; 1998d; 1999a; 1999b; 1999c; 2000a; 2000b). Como esses vasos escalariformes ocorrem em fascículos, especula-se que a condução de água seja facilitada, principalmente em regiões onde as raízes adventícias conectam-se ao caule.

4. Anatomia da folha

As folhas apresentam grande diversidade morfológica, especialmente nas samambaias, em que são geralmente conspícuas, sendo do tipo megafilo. Se o órgão é homólogo nas licófitas (com folhas do tipo microfilo), ainda é uma questão em aberto (Vasco et al., 2013).

Os microfilos das licófitas podem ser anfi-, epi- ou hipoestomáticos e apresentam células epidérmicas com paredes anticlinais sinuosas ou retas. O mesofilo é normalmente homogêneo, com parênquima paliçádico em algumas espécies. Somente uma nervura é encontrada nos microfilos. Em *Lycopodiella*, um canal mucilaginoso acompanha a porção adaxial do feixe vascular (Pita, 2006b).

No pecíolo, as células da epiderme podem ter parede celular delgada ou espessada, podendo essa última estar lignificada. Em algumas famílias, ocorrem aeróforos (linhas laterais) que se dispõem longitudinalmente em dois lados opostos. Nesses aeróforos existem numerosos estômatos com câmara subestomática. Tricomas glandulares e tectores são frequentes (figuras 2A e B). O parênquima frequentemente apresenta amiloplastos e compostos fenólicos em grande quantidade (figura 2A). Fibras são comuns e podem ocorrer isoladas, em cordões ou cilindros. Entretanto, são encontradas mais frequentemente formando camadas subepidérmicas (figura 2C). É o sistema vascular, no entanto, o principal interesse dos pesquisadores (Vasco, 2013).

Existe uma grande diversidade de configurações de feixes vasculares no pecíolo (figuras 2 D-I). Essa característica, por si só, é tão importante para a taxonomia que costuma ser usada na construção de chaves taxonômicas (Bercu, 2005; 2007; Ferrari, 2009; Graçano et al., 2001; Lin e De Vol, 1977; Ogura, 1972; Umikalson, 1992; Wetzel, 2015). A presença de uma ou mais camadas de fibras, esclereides ou células contendo compostos fenólicos ao redor da endoderme é frequente entre as famílias mais derivadas (Hernandez-Hernandez et al., 2012).

Em algumas famílias basais, o número de feixes permanece inalterado por toda a extensão da fronde, enquanto, em famílias derivadas, a quantidade e a frequência de contato entre eles costuma variar muito. Um exemplo é a fronde de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, que apresenta 23-29 feixes na base e 3-6 no ápice da raque, com mais de 100 conexões entre eles (Pittermann et al., 2015).

O limbo foliar dos megafilos maduros de samambaias apresenta padrão bifacial, com as faces adaxial e abaxial bem definidas (Vasco et al., 2013). O mesofilo pode conter parênquima paliçádico e lacunoso, ou somente o último (figura 3D). Células braciformes são comumente observadas, e os feixes vasculares costumam ser numerosos. Como em outros grupos, é a epiderme o maior foco de estudos da folha (Rolleri et al., 1991). As células ordinárias da epiderme (figuras 3A, B e C) diferem das encontradas em angiospermas por apresentarem cloroplastos (Ogura, 1972; Wylie, 1948). Essa peculiaridade é mais bem interpretada como uma mutação deletéria ocorrida nas fanerógamas (Vasco et al., 2013). Por outro

lado, a epiderme das samambaias tem muito em comum com a das angiospermas. Estruturas como tricomas, escamas, estômatos e substâncias ergásticas são abundantes e de grande importância taxonômica. As células ordinárias, normalmente, apresentam paredes anticlinais sinuosas, mas, em algumas famílias, como Aspleniaceae, as células epidérmicas podem ser alongadas, mesmo quando não associadas a venações (Chaerle e Viane, 2004). Os tricomas podem ser tectores ou glandulares e podem conter grande quantidade de óleos essenciais ou mesmo compostos fenólicos, como ocorre em algumas espécies de *Anemia* (Ribeiro et al., 2007; 2011). Cristais de oxalato de cálcio são bem menos comuns, mas podem ser encontrados, por exemplo, em algumas espécies de *Asplenium* (Wetzel, 2015). Já os fitólitos, pequenos cristais de sílica que ficam impregnados nas paredes periclinais externas, são frequentes, já tendo sido observados em pelo menos 163 espécies diferentes (Mazundar, 2010; Sundue, 2009). Os estômatos podem ser de 24 tipos diferentes, sendo que o tipo polocítico (uma grande célula subsidiária que quase chega a contornar completamente as células estomáticas) é o mais comum e está presente na maior parte das famílias (Barros e Silva, 1996; Sem e De, 1992). A adetostomia (estômato desmocítico), ocorrência de estômatos que têm apenas uma célula subsidiária, é peculiar das samambaias (Mickel e Lestern, 1967).

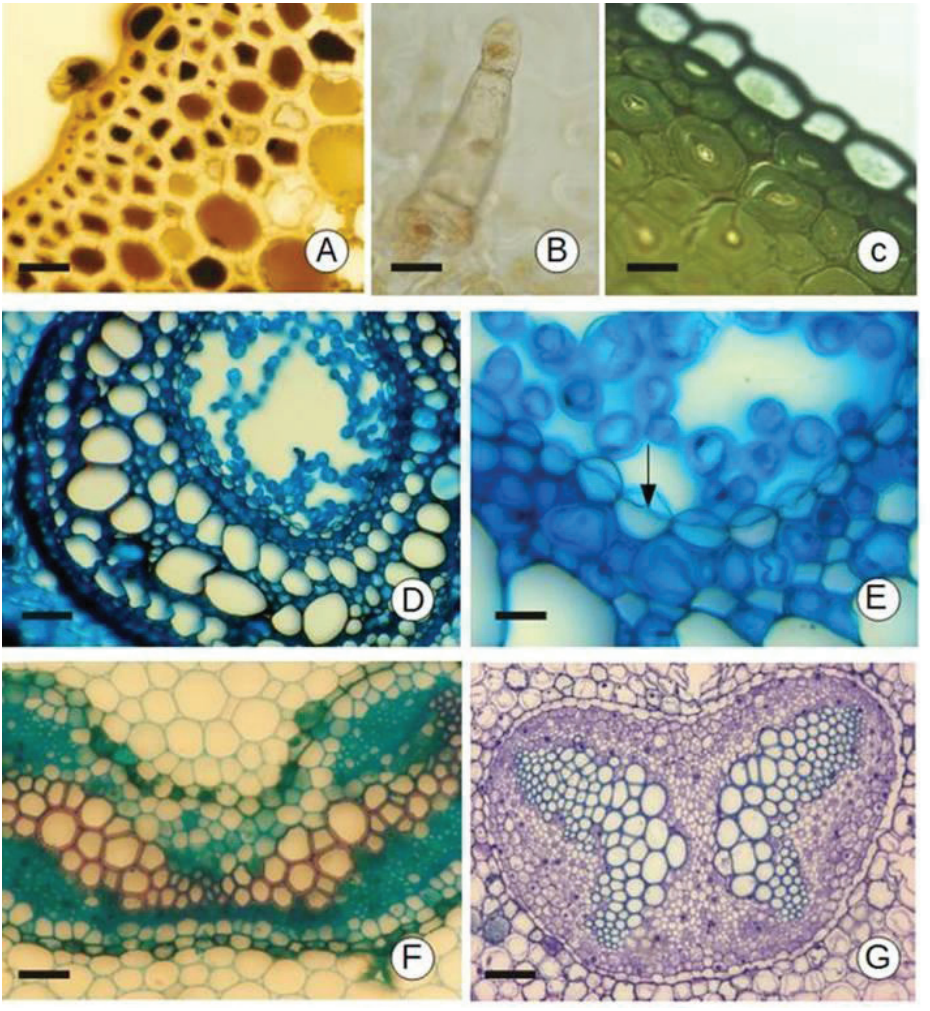
5. Estruturas secretoras

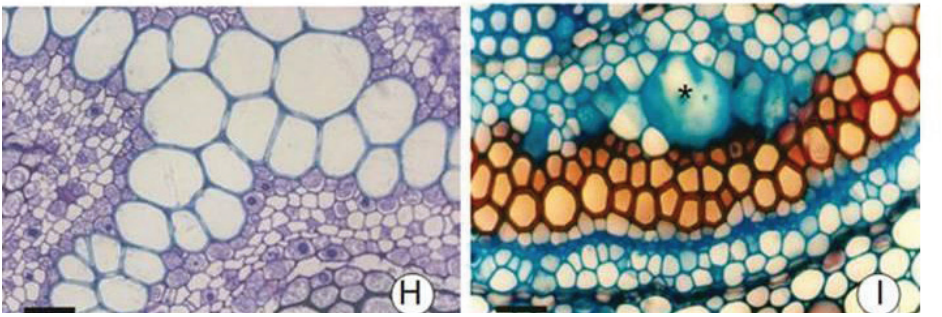
A secreção compreende os complexos processos de formação e isolamento de determinadas substâncias em compartimentos do protoplasto da célula secretora e posterior liberação para espaços intercelulares ou para a superfície externa do corpo do vegetal (Fahn, 1979). As estruturas secretoras são raramente estudadas em licófitas e samambaias.

Dentre as estruturas secretoras internas, destacam-se as células taníferas e os canais de mucilagem, sendo que o primeiro não é observado em licófitas. A mucilagem é uma substância complexa com função diversa e pode atuar, por exemplo, no acúmulo de água e captura de insetos (Fahn, 1979). Os canais de mucilagem são comuns nas licófitas, *Diplazium*, *Anemia* (figura 2I), *Asplenium* e na raiz de Marattiaceae (Ogura; 1972, Wetzel, 2015; Wetzel et al., 2017). Em Thelypteridaceae, coléteres secretam mucilagem na superfície da folha para mantê-las hidratadas, mesmo em condições de umidade relativamente baixa (Oliveira et al., 2017).

Dentre as estruturas secretoras externas, destacam-se os tricomas glandulares, que liberam óleos essenciais e são observados em quase todas as famílias.

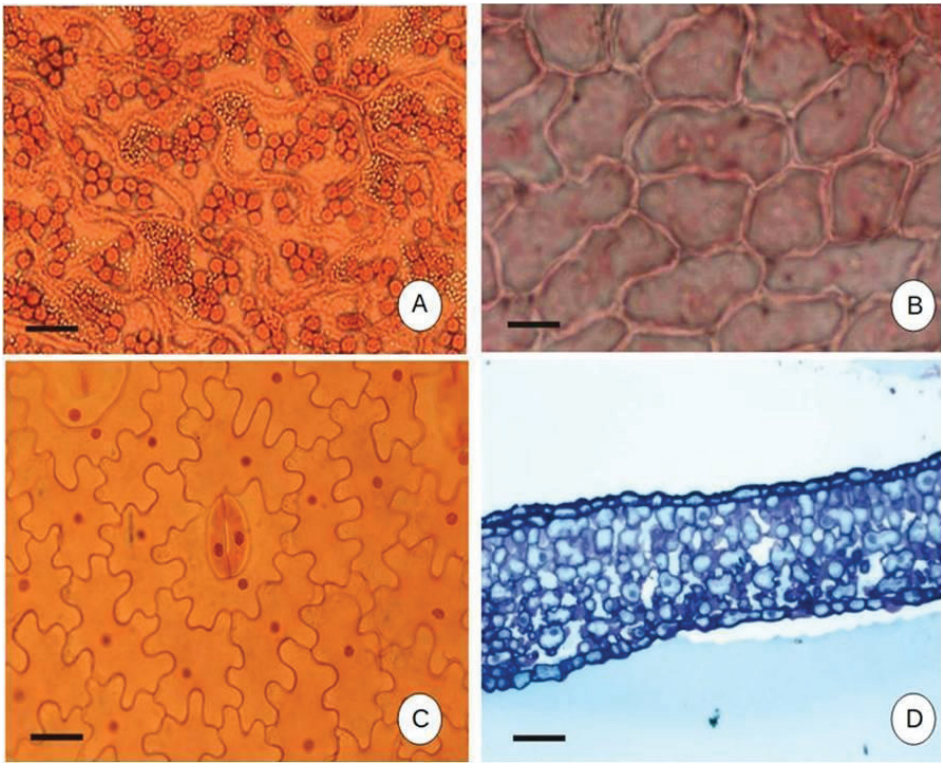
Figura 2. Cortes transversais de pecíolo: A – *Anemia collina* Raddi (Anemiaceae), evidenciando grande quantidade de compostos fenólicos e tricoma glandular; B – *Anemia villosa* Humb. & Bonpl. ex Willd, evidenciando tricoma glandular; C – *Asplenium serra* Langsd. *et* Fisch. (Aspleniaceae), com esclerênquima abaixo da epiderme. D – *Marsilea polycarpa* Hook. (Marsileaceae), evidenciando solenostelo; E– *Marsilea polycarpa*, endoderme (seta); F– *Anemia radicans* Raddi, com xilema em forma de "V", G– *Asplenium harpeodes* Kunze., com xilema em forma de X; H– *Asplenium serra,* com xilema em forma de X; I– *Anemia collina,* contendo células mucilaginosas (*) e endoderme com estrias de Caspary evidentes. Barra= 100µm em A, F, G, H e I e 50µm em B, C, D e E





Fonte: Figuras A-C e F, Marcelo Guerra Santos e figuras D, E, G, H e I, M.L.R. da C. Ribeiro.

Figura 3: Lâmina foliar de espécies de samambaias; A – *Asplenium unisseriale* Raddi, evidenciando cloroplastos e pequenos cristais; B – *Asplenium harpeodes*, células ordinárias da epiderme; C – *Asplenium balansae* (Baker) Sylvestre, com células epidérmicas de paredes anticlinais sinuosas, comumente observadas em samambaias; D – *Asplenium serra*, mesofilo com parênquima lacunoso. Barra= 100µm em A, B, C e D



Fonte: M.L.R. da C. Ribeiro.

Nectários foliares já foram observados em Pteridaceae, Polypodiaceae e Cyatheaceae. Estudos tendem a considerar as relações mutualísticas entre insetos e plantas e estratégias de defesa (veja o capítulo 12 deste livro). Os nectários diferem muito em distribuição e aspectos anatômicos. Em Polypodiaceae, eles são vascularizados, compostos de uma região de células densamente arranjadas, que são menores que as células dos tecidos adjacentes. Todos os nectários secretam néctar e têm estômatos (Potes, 2010). Em Cyatheaceae, podem ser observadas várias zonas distintas, que apresentam uma epiderme com cutícula particularmente espessa (White e Turner, 2012). Já em Pteridaceae, os feixes vasculares não chegam até o nectário, e os estômatos estão distribuídos na sua superfície.

6. Contribuições do estudo anatômico para a pteridologia

A anatomia vegetal é uma área fascinante, que tem ajudado botânicos a elucidarem inúmeros problemas nas áreas de taxonomia, filogenia, desenvolvimento, fisiologia e, mesmo, ecologia. Assim como ocorre para outros grupos, o estudo da anatomia já provou ser imprescindível para o avanço do conhecimento sobre as licófitas e as samambaias.

Assim como observado em gimnospermas e angiospermas, algumas características, como tipos de estômatos e tricomas, presença de cristais, presença e localização de compostos fenólicos, são muito úteis para a taxonomia. Outras características, como uma grande variação nos tipos de estelo e a configuração dos meristelos, presença e tipo de aeróforos, são peculiares de licófitas e samambaias (Bercu, 2005; 2007; Ferrari, 2009; Graçano et al., 2001; Lin e De Vol, 1977; Ogura, 1972; Umikalson, 1992; Wetzel, 2015). Tais características têm sido usadas com sucesso para elaborar chaves de identificação, segregar espécies e, até mesmo, segregar híbridos, tão comuns em samambaias (Wetzel et al., 2019).

Para a filogenia, são as características dos feixes vasculares e células próximas a esses feixes que se destacam por apresentar um maior potencial. O tipo de estelo, o formato dos feixes vasculares e a presença e tipo de banda circuendodérmica já foram utilizados com sucesso por vários autores para explicar a evolução das espécies de licófitas e samambaias (Hernandez- Hernandez et al., 2012).

Quanto à fisiologia, os estudos com foco no xilema se destacam. A grande variedade de elementos traqueais e de configurações de vascularização permite aos pesquisadores testar e inferir sobre diversas questões acerca da condução de água (Brodersen et al., 2012; Pitterman et al., 2011; Woodhouse e Nobel, 1982).

Enfim, o conhecimento gerado até o momento nos indica um futuro promissor para os estudos em anatomia de licófitas e samambaias. O refinamento atual das técnicas empregadas para microscopia óptica e eletrônica, o uso de marcadores em estudos de desenvolvimento, o uso cada vez mais frequente de análises como multivariada e filogenética certamente nos permitirão responder a muitas questões acerca da biologia desses grupos.

Referências

Ambrose, B. A. e Purugganam, M. D. *The evolution of plant form*. Wiley-Blackwell, 2013.

Ambrose, B. A. e Vasco, A. "Bringing the multicellular fern meristem into focus". *New Phytologist*, 2016, 210, p. 790-793.

Barros, I. C. L. e Silva, M. B. C. "Taxonomia, padrão de venação e aparelhos estomáticos de *Pteris schwackeana* Christ. (Pteridophyta, Pteridaceae)". *Boletim da Sociedade Broteriana,* 1996, 67, p. 257-262.

Beck, C. B. "The appearance of gymnospermous structure". *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1970, 45, p. 379-400.

Beck, C. B. et al. "Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants". *Botanical Review*, 1982, 48, p. 691-816.

Bercu, R. "Contribution to the anatomy of *Asplenium ruta-muraria*". *Studia Botanical Hung*, 2005, 36, p. 13-20.

Bercu, R. "On the anatomy of the endangered plant species *Asplenium lepidum* (Aspleniaceae)". *Studia Botanical Hung*, 2007, 38, p. 125-131.

Bresinsky, A. et al. *Tratado de Botânica de Strassburguer*. Porto Alegre: Artmed, 2011.

Brodersen C. R. et al. "The physiological implications of primary xylem organization in two fern". *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35, p. 1898-1911.

Carlquist, S. *Ecological strategies of xylem evlution*. Berkley: University of California Press, 1975.

Carlquist, S. "Pit membrane remnants in perforation plates of primitive dicotyledons and their significance". *American Journal of Botany*, 1992, 79, p. 666-672.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "SEM studies on vessel in ferns. 2. *Pteridium*". *American Journal of Botany*, 1997a, 84, p. 581-587.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "SEM studies on vessels in ferns. 1. *Woodsia obtuse*". *American Fern Journal*, 1997b, 87, p. 1-8.

Carlquist, S. e Schneider, E .L. "SEM studies on vessel in ferns. 4. *Astrolepsis*". *American Fern Journal*, 1997c, 87, p. 43-50.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "Origin and nature of vessels in monocotyledons. 5. Araceae family Colocasioidae". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1998a, 128, p. 71-86.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "SEM studies on vessel in ferns. 6. *Woodsia ilvensis*, with comments on vessel origin in ferns". *Flora*, 1998b, 193, p. 179-185.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "SEM studies on vessel in ferns. 10. Selected Osmudaceae and Schizaeaceae". *International Journal of Plant Science*, 1998c, 159, p. 788-797.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "Marattiaceae, with comments on vessel patterns in eusporangiate ferns". *American journal of Bo*tany, 1999a, 86, p. 457-464.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "SEM studies on vessels in ferns. 8. *Platyzoma*". *Australian Journal of Botany*, 1999b, 47, p. 277-282.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "SEM studies of vessel in ferns. 14. *Ceratopteris*". *Aquatic Botany*, 2000a, 66, p. 1-8.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "SEM studies on Vessels in Ferns. 16. Pacific Tree Ferns (Blechnaceae, Cyatheaceae, Dicksoniaceae)". *Pacific Science*, 2000b, 54, p. 75-86.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "SEM Studies on Vessels in Ferns. 18. Montane Cheilanthoid Ferns (Pteridaceae) of North America". *Aliso*, 2000c, 19, p. 31-39.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "SEM Studies on Vessels in Ferns. 20. Hawaiian Hymenophylaceae". *Pacific Science*, 2000d, 54, p. 365-375.

Carlquist, S. e Schneider, E. L. "Vessels in ferns: structural, ecological, and evolutionary significance". *American journal of Botany*, 2001, 8, p. 1-13.

Chaerle, P. e Viane, R. L. L. "Leaf anatomy and the ocurrence of false veins in *Asplenium* (Aspleniaceae, Pteridophyta)". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2004, 145, p. 187-194.

Cichan, M. A. e Taylor, T. N. "Evolution of cambium in geological time: a reappraisal". *The vascular cambium*, 1990, p. 213-228.

Dolzblasz, A. e Myskow, E. *Current advances in fern research – Meristems of seedless vascular plants: the state of the art*. Springer, 2018.

Evert, R. F. *Esau´s Plant Anatomy*. New Jersey: Wiley-Interscience, 2006.

Fahn, A. *Secretory tissues in plants*. London: Academic Press, 1979.

Ferrari, F. B. *Anatomia foliar de espécies de Aspleniaceae e Polypodiaceae (Monilófitas) ocorrentes no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, MG, Brasil* (Dissertação). UFV, 2009.

Frank, M. H. et al. "Dissecting the molecular signatures of apical cell-type shoot meristems from two ancient land plant lineages". *New Phytologist*, 2015, 207, p. 893–904.

Fujinami, R. et al. "Root apical meristem diversity in extant lycophytes and implications for root origins". *New Phytologist*, 2017, 215, p. 1210–1220.

Gifford, E. M. e Foster A. S. *Morphology and evolution of vascular plants*. W. H. Freeman and Company, 1988.

Graçano, D. et al. "Anatomia foliar das espécies de Pteridaceae do Parque Estadual do Rio Doce (PERD)-MG". *Revista Brasileira de Botânica*, 2001, 24, p. 333-347.

Groff, P. A. e Kaplan, D. R. "The relationof root systems to shoot systems in vascular plants". *The Botanical Review*, 1988, 54, p. 388-422.

Gwynne-Vaughan. D. T. "Observations on the anatomy of solenostelic ferns I. *Loxsoma*". *Annals of Botany*, 1901, 15, p. 71-98.

Harrison, C. J. et al. "Growth from two transient apical initials in the meristem of *Selaginella kraussiana*". *Development*, 2007, 134, p. 881-889.

Hayata, B., 1927. "On the systematic importance of the stelar system in the Filicales I". *Botany Magazine*, 1927, 41, p. 697-174.

Hernandez, M. A. et al. "Helicall cell wall thickenings in root cortical cells of Polypodiaceae species from nortwestern Argentina". *American Fern Journal*, 2013, 103(4), p. 225-240.

Hernandes-Hernandez, V. et al. "Studies of petiolar anatomy in ferns: structural diversity and systematic significance of the circuendodermal band". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2012, 169, p. 596-610.

Imaichi, R. e Hiratsuka, R. "Evolution of shoot apical meristem structures in vascular plants with respect to plasmodesmatal network". *American Journal of Botany*, 2007, 94 (12), p. 1911–1921.

Jefrey, E. C. "The structure and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1902, 195, p. 119-146.

Kato, M. "The phylogenetic relationship of Ophioglossaceae". *Taxon*, 1988, 37, p. 381-386.

Kraus, J. E. et al. "Morphological studies on entomogenous stem galls of *Microgramma squamulosa* (Kauf.) Sota (Polypodiaceae)". *American Fern Journal*, 1993, 83(4), p.120-128.

Leroux, A. et al. "Non-lignified helical cell wall thickenings in root cortical cells of Aspleniaceae (Polypodiales): histology and taxonomical significance". *Annals of Botany,* 2011, 107, p. 195–207.

Lin, B. L. e De Vol, C. E. "The use of stipe characters in ferns taxonomy. I". *Taiwania,* 1977, 22, p. 91-99.

Liu, H. et al. "Morphological and anatomical variation in sporophylles of *Isoetes sinensi*s Palmer (Isoteaceae), an endangered quillwort in China". *American Fern Journal*, 2006, 96 (3), p. 67-74.

Mazundar, J. "Phytoliths of pteridophytes". *South African Journal of Botany*, 20p. 2010.

Mickel, J. T. e Lestern, N.R. "Floating stomates (adetostomy) in ferns: distribution and ontogeny". *American Journal of Botany*, 1967, 54 (9), p. 1181-1185.

Mitsuta, S. et al. "Stelar structure of Aspleniaceae". *Botany Magazine*, 1980, 93, 275-289.

Namboodiri, K. K. e Beck, C. B. "A comparative study of the primary vascular system of conifers. III. Stelar evolution in Gymnosperms". *American Journal of Botany*, 1968, 55, p. 464-472.

Ogura, Y. *Comparative anatomy of vegetative organs of the pteridophytes*. Berlin: Gebruder Borntraeger, 1972.

Oliveira, C. S. et al. "Colleters in Thelypteridaceae: unveiling mucilage secretion and its probable role in ferns". *Flora*, 2017, 228, p. 65-70.

Pita, P. B. et al. "Morfologia externa e interna de raiz e caule de espécies de *Huperzia* Bernh. (Lycopodiaceae, Pteridophyta) do Brasil". *Hoehnea*, 2006a, 33 (4), p. 495-510.

Pita, P. B. et al. "Morfologia externa e interna das folhas vegetativas, esporofilos e esporângios de espécies de *Huperzia* Bernh. (Lycopodiaceae, Pteridophyta) do Brasil". *Revista Brasileira de Botânica*, 2006b, 29 (1), p. 115-131.

Pitterman, J. et al. "Structure–function constraints of tracheid-based xylem: a comparison of conifers and ferns". *New Phytologist*, 2011, 192, p. 449–461.

Pitterman, J. et al. "The structure and function of xylem in seed-free vascular plants: an evolutionary perspective". In Hacke, U. (Ed.). *Functional and ecological xylem anatomy*. Switzerland: Springer International Publishing, 2015, p. 1-37.

Potes, A. "Comparative anatomy of the nectaries of *Aglaomorpha* and *Drynaria* (Polypodiaceae)". *American Fern Journal*, 2010, 100 (2), p. 80-92.

Ranker, T. A. e Haufler, C. H. *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. New York: Cambridge University Press, 2008.

Ribeiro, M. L. R. da C. et al. "Leaf anatomy of two *Anemia* Sw. species (Schizaeaceae- Pteridophyta) from a rocky outcrop in Niterói, Rio de Janeiro, Brazil". *Revista Brasileira de Botânica*, 2007, 30 (4), p. 695-702.

Ribeiro, M. L. R. da C. et al. "Intraspecific variation in four distinct populations of *Anemia villosa* Humb. & Bonpl. ex. Willd (Anemiaceae) occurring in Rio de Janeiro, Brazil". *American Fern Journal*, 2011, 101 (2), p. 70-80.

Rolleri, C. et al. "Epidermal morphology of the pinnae of *Angiopteris*, *Danaea*, and *Marattia*". *American Fern Journal*, 1991, 81 (2), p. 44-62.

Rothwell, G. W. e Karrfalt, E. E. "Growth development and systematics of ferns: does *Botrychium* S. L. (Ophioglossales) really produce secondary xylem?" *American Journal of Botany*, 2008, 95 (4), 414-423.

Schmid, R. "The terminology and classification of steles: historical perspective and the outlines of a system". *The Botanical Review*, 1982, 48, 817-931.

Schneider, E.L. e Carlquist, S. "SEM studies on vessels in ferns. 3. *Phlebodium* and *Polystichum*". *International Journal of Plant Science*, 1997, 1158, p. 343-349.

Schneider, E. L. e Carlquist, S. "Origin and nature of vessels in monocotyledons. 4. Araceae subfamily Philodendroidae". *Journal of the Torrey Botanical Society,* 1998a, 125, p. 253-260.

Schneider, E. L. e Carlquist, S. "SEM studies on vessels in ferns. 5. *Woodsia scopulina*". *American Fern Journal*, 1998b, 88, 17-23.

Schneider, E. L. e Carlquist, S. "SEM studies on vessels in ferns. 7. *Microgramma nítida*". *Annales del Instute Biologia de la Universitá Autonoma de México*, 1998c, 69, p. 1-7.

Schneider, E. L. e Carlquist, S. "SEM studies on vessels in ferns. 9. *Dicranopteris* (Gleichnaiceae) and vessels patterns in leptosporangiate ferns". *American Journal of Botany*, 1998d, 85, p. 1028-1032.

Schneider, E. L. e Carlquist, S. "SEM studies on vessels in ferns. 11. *Ophioglossum*". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1999a, 129, p. 105-114.

Schneider, E. L. e Carlquist, S. "SEM studies on vessels in ferns. 13. *Nephrolepsis*". *American Fern Journal*, 1999b, 89, 171-177.

Schneider, E. L. e Carlquist, S. "SEM studies on vessels in ferns. 15. Selected rosette epiphytes Aspleniaceae, Elaphoglossaceae, Vittariaceae)". *International Journal of Plant Sciences*, 1999c, 160, p. 1013-1020.

Schneider, E. L. e Carlquist, S. "SEM Studies on Vessels in Ferns. 17. Psilotaceae". *American Journal of Botany*, 2000a, 87, p. 176-181.

Schneider, E. L. e Carlquist, S. "SEM Studies on Vessels in Ferns. 19. *Marsilea*". *American Fern Journal*, 2000b, 90, p. 32-41.

Schneider, H. "The root anatomy of ferns: a comparative study". In Camus, J. et al. (Eds.). *Pteridology in perspective*. Kew: Royal Botanical Garden, 1996, p. 271-283.

Schneider, H. et al. "Evolution of vascular plants body plans: a phylogenetic perspective". In Cronk, Q. C. B. et al. (Eds.). *Developmental Genetics and Plant Evolution*. London: CRC Press, 2002, p. 330-364.

Sen, U. e De, B. "Structure and ontogeny of stomata in ferns". *Blumea*, 1992, 37, p. 239-261.

Sharpe, J. M. et al. "Ecological importance of ferns". In Mehltreter, K., Walker, L.R. e Sharpe, J.M. (Eds.). *Fern ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2010, p. 1-21.

Sundue, M. "Silica bodies and their systematic implications in Pteridaceae (Pteridophyta)". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, 161, p. 422–435.

Taylor, T. N. et al. *Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants*. Academic Press. Elsevier, 2009.

Umikalson, Y. "Anatomical studies of the Malasyan Aspleniaceae and Athyriaceae". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1992, 110, p. 111-119.

Van Tieghen, P. e Douliot, H. "Sur les tiges à plusieus cylinders centraux". *Bulletin de la Soceité Botanique de France*, 1886, 33, p. 213-216.

Vasco, A. et al. "The evolution, morphology, and development of fern leaves". *Frontiers in Plant Science,* 2013, 4, p. 1-15.

Wetzel, M. L. R. *Anatomia, micromorfologia e evolução de caracteres em Aspleniaceae Newman* (Tese). Museu Nacional-UFRJ, 2015.

Wetzel, M. L. R. et al. "Vegetative Anatomy of Aspleniaceae Newman from Brazilian Atlantic rainforest and its application in taxonomy". *Flora*, 2017, 233, p. 118-126.

Wetzel, M. L. R. et al. "Leaf anatomy of two fern species and a hybrid of *Anemia* (Anemiaceae)". *American Fern Journal*, 2019, 109, p. 44-64.

White, R. A. e Turner, M. D. "Anatomy and development of the fern sporophyte". *The Botanical Review*, 1995, 61 (4), p. 281-305.

White, R. A. e Turner, M. D. "The anatomy and occurrence of foliar nectaries in *Cyathea* (Cyatheaceae)". *American Fern Journal*, 2012, 102 (2), p. 91-113.

Woodhouse, R. M. e Nobel, P. S. "Stipe anatomy, water potentials, and xylem conductances in seven species of ferns (Filicopsida)". *American Journal of Botany*, 1982, 69(1), p. 135-140.

Wylie, R. B. "The dominant role of the epidermis in leaves of *Adiantum*". *American Journal of Botany*, 1948, 35, p. 447-465.

Fonte: L. Sylvestre.

Capítulo 4
As relações filogenéticas de samambaias e licófitas

Thaís Elias Almeida

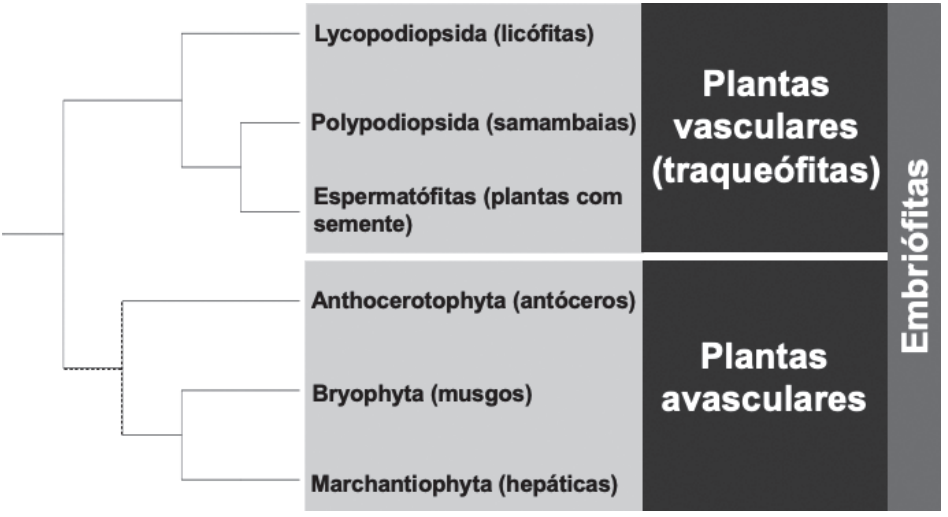
1. Licófitas e samambaias na árvore da vida

As licófitas e samambaias são duas das linhagens que compõem as embriófitas ou plantas terrestres (figura 1). As embriófitas são compostas pelas plantas avasculares, grupo que engloba três linhagens (Marchantiophyta, Anthocerophyta e Bryophyta), e as plantas vasculares ou traqueófitas (Gensel, 2008). Essas plantas apresentam alternância de gerações, com formas distintas onde ocorrem a reprodução sexuada e a assexuada (Kenrick e Crane, 1997a). Nas plantas avasculares, o gametófito é, geralmente, a fase de vida perene e dominante, enquanto o esporófito é a fase dependente e efêmera. Já as traqueófitas apresentam, geralmente, o esporófito como fase perene do ciclo de vida (Sheffield, 2008). Nas plantas vasculares, o esporófito é ramificado e independente do gametófito, com tecido condutor especializado, floema e xilema, sendo que o último é composto por células reforçadas por depósitos de lignina (Gensel, 2008; Kenrick e Crane 1997a). As plantas vasculares incluem as duas linhagens de plantas sem semente, licófitas e samambaias, e as plantas com semente ou espermatófitas (gimnospermas e angiospermas) (figura 1). As licófitas correspondem à linhagem mais antiga ainda vivente entre as traqueófitas (Kenrick e Crane, 1997a; 1997b; Pryer et al., 2001) e são o grupo irmão de todas as outras plantas vasculares, a linhagem composta pelas samambaias + espermatófitas (gimnospermas e angiospermas). As samambaias estão mais proximamente relacionadas com as espermatófitas do que com a linhagem das licófitas (figura 1). Elas são, na verdade, o grupo irmão de todas as plantas com sementes (Kenrick e Crane, 1997a; 1997b; Pryer et al., 2001).

As licófitas e as samambaias foram historicamente agrupadas nos diferentes sistemas de classificação sob o termo "pteridófitas", por compartilharem diversas características, como a presença do sistema vascular, a ausência de sementes e o ciclo de vida com a fase esporofítica perene e geralmente dominante[1] em relação à fase gametofítica, com ambas as fases separadas e independentes uma da outra. Muitos autores chegaram a reconhecer o grupo Pteridophyta formalmente (para uma revisão detalhada da história da classificação de licófitas e samambaias, ver Holttum, 1949 e Christenhusz e Chase, 2014). No entanto, as características usadas para agregar licófitas e samambaias são características plesiomórficas, ou seja, homologias ancestrais (Ridley, 2006) – características que já estavam presentes no ancestral comum de todas as traqueófitas e que não refletem nenhuma relação filogenética exclusiva entre as duas linhagens (Kenrick e Crane, 1997a). O táxon, ou grupo Pteridophyta, é um agrupamento parafilético – inclui o ancestral comum de todas as plantas vasculares, mas exclui parte dos descendentes dessa linhagem: as plantas com semente (figura 1). À luz da sistemática moderna, as classificações devem refletir as relações filogenéticas dos seres vivos; agrupamentos como "pteridófitas", não refletem a história evolutiva das plantas terrestres e não são mais utilizados.

[1] Algumas licófitas e samambaias apresentam gametófitos longevos, que podem reproduzir-se assexualmente por meio de gemas. Além disso, algumas espécies de samambaias são conhecidas por apresentarem somente a fase gametofítica, isto é, nunca chegam a desenvolver um esporófito, p. ex., *Vittaria appalachiana* Farrar & Mickel (Farrar e Mickel, 1991). Para uma revisão desse tópico, ver Pinson et al. (2017).

Figura 1: Sumário das relações filogenéticas das principais linhagens de embriófitas atuais: as plantas avasculares (Marchantiophyta, Anthocerotophyta e Bryophyta) e as plantas vasculares (licófitas, samambaias e espermatófitas), baseado em Puttick et al. (2018), Harris et al. (2020), Souza et al. (2020) e Su et al. (2021) para as plantas avasculares



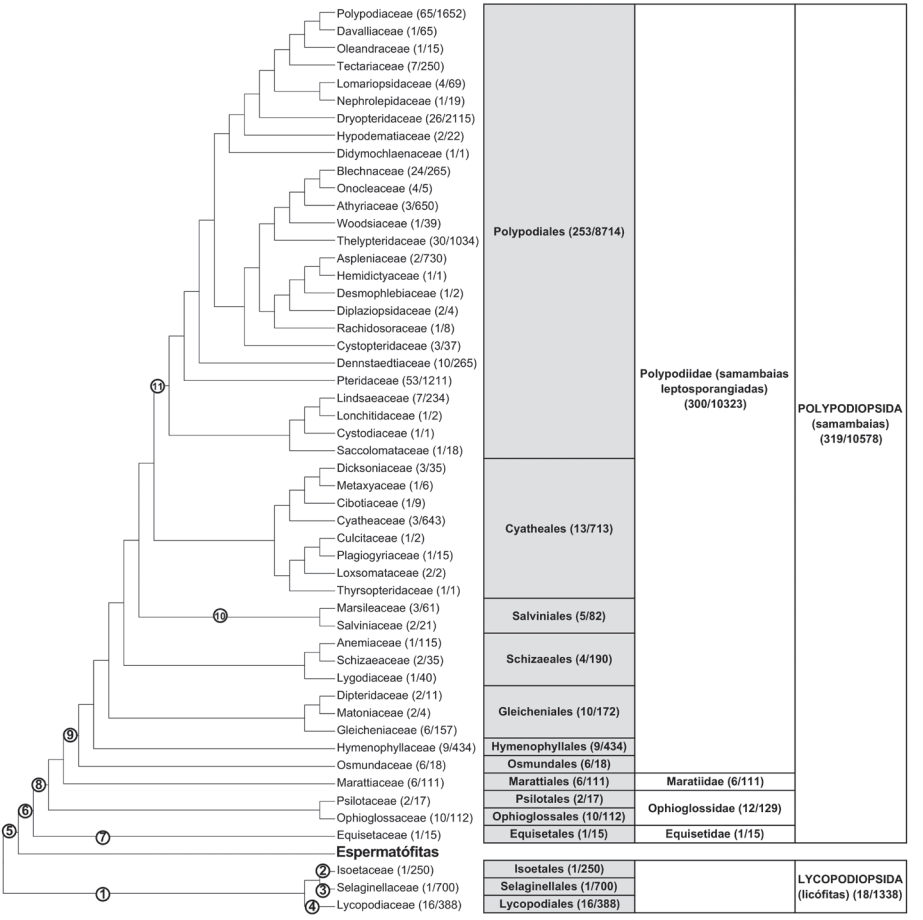
Fonte: Thaís Elias Almeida.

As relações filogenéticas, como entendidas hoje, mostram que licófitas e samambaias são, na verdade, duas linhagens ou agrupamentos monofiléticos distintos (Kenrick e Crane, 1997a; 1997b; Kranz e Huss, 1996; Pryer et al., 2001; Qiu et al., 2006) (figuras 1, 2). Essas linhagens devem ser classificadas e tratadas independentemente (PPG I, 2016; Schuettpelz e Pryer, 2008). As licófitas são hoje reconhecidas formalmente na Classe Lycopodiopsida, e as samambaias correspondem à Classe Polypodiopsida (PPG I, 2016; capítulo 5 deste livro).

Embora essas duas linhagens compartilhem algumas características, elas diferem em muitos outros aspectos (tabela 1). A diferença mais pungente na morfologia de ambos os grupos são as folhas. As folhas presentes nas licófitas – os microfilos – não têm a mesma origem evolutiva, ou seja, não são homólogas às folhas presentes nas samambaias, usualmente denominadas megafilos (Kenrick e Crane, 1997a; Schuettpelz e Pryer, 2008; Vasco et al., 2013). Os microfilos são folhas simples, vascularizados por apenas uma nervura não ramificada, com meristema intercalar (Schuettpelz e Pryer, 2008; capítulo 2 deste livro). A teoria corrente mais citada, a teoria da enação (*Enation theory*), é de que teriam surgido

por um processo de vascularização de projeções laterais do corpo dos ancestrais das licófitas, denominados enações (Imaichi, 2008). Para teorias alternativas, ver Vasco et al. (2016). Já os megafilos são folhas ramificadas, com vascularização múltipla e/ou ramificada, com meristemas apicais ou marginais (Schuettpelz e Pryer, 2008; capítulo 2 deste livro), cuja origem ter-se-ia dado por diferentes processos: o alongamento de alguns ramos mais do que outros, seguido de um achatamento dos ramos e posterior desenvolvimento de tecido laminar entre estes (essa teoria é denominada Teoria do Teloma de Zimmerman – *Telome Theory*; para uma discussão mais aprofundada no assunto, ver Beerling e Fleming (2007), as referências em Vasco et al. (2013; 2016)). Dados recentes sugerem, ainda, que os megafilos das samambaias também não são homólogos às folhas presentes na linhagem das espermatófitas e que as folhas do tipo megafilo teriam surgido ao menos duas vezes independentemente (Corvez et al., 2012). Alguns autores sugerem que, dentro da linhagem das samambaias, as folhas poderiam ter surgido, independentemente, até três vezes (para uma revisão sobre o assunto, ver Vasco et al., 2013). Corvez et al. (2012) sugerem o uso do termo fronde para as samambaias, em contraposição ao termo megafilo, que deveria ser usado estritamente para descrever as folhas das espermatófitas.

Figura 2: Sumário das relações filogenéticas das traqueófitas, mostrando as classes, subclasses, ordens e famílias de licófitas e samambaias reconhecidas atualmente, com base na classificação proposta em PPG I (2016)[2]. Números entre parênteses após os nomes das famílias representam o número de gêneros e espécies reconhecidos em cada família, respectivamente (PPG I, 2016). Círculos numerados indicam possível origem das sinapomorfias listadas na tabela 1



Fonte: PPG I (2016), modificado por Thaís E. Almeida.

[2] As estimativas de número de espécies, gêneros e famílias apresentadas nesse capítulo seguem PPG I (2016). Desde a publicação dessa classificação, novos gêneros e famílias foram descritos, reconhecidos, ou tiveram suas circunscrições alteradas; além disso, dezenas de novas espécies foram descritas, tanto em Lycopodiopsida quanto Polypodiopsida. Uma atualização do Pteridophyte Phylogeny Group está sendo organizada, novamente baseada em uma abordagem de trabalho coletivo de pesquisadores do mundo inteiro, e espera-se que em breve seja publicada. Uma versão atualizada da árvore filogenética das samambaias pode ser encontrada em Nitta et al. (2022).

Tabela 1 – Principais sinapomorfias morfológicas dos grupos viventes de licófitas e samambaias. Os números em cada linha correspondem à posição dos mesmos na figura 2: [|]Bateman (1996); [7]Field et al. (2016); [†]Kenrick e Crane (1997); [§]Pryer et al. (2004); [ƒ]Raubeson e Jansen (1992); [‡]Vasco et al. (2013)

	Linhagens	Sinapomorfias morfológicas (grupos viventes)
1	Lycopodiopsida	Presença de microfilos[†§]; esporângios reniformes
2	Isoetaceae	Presença de câmbio[†]; xilema com apenas um polo de protoxilema na raiz (monarco) [†]; crescimento pseudobipolar envolvendo sistema radicular rizomórfico[†]
3	Selaginellaceae	Microsporângios mais ou menos esféricos[†]; quatro megásporos por megasporângio[†]; suspensão do estelo na cavidade através de células endodermais trabeculares[†]; micrósporos equinados[†]
4	Lycopodiaceae	Presença de protostelo e raízes adventícias[7]; homosporia[7]; ausência de lígula[7]
5	Samambaias+Espermatófitas	Inversão de 30-kb na região longa em cópia única (LSC – Large Single Copy) do DNA plastidial[ƒ]; protoxilema distintamente lobulado[‡§]
6	Samambaias	Morfologia da vascularização; protoxilema confinado aos lóbulos do xilema[|]
7	Equisetidae	Morfologia do esporangióforo[†]; morfologia do estelo[†]; apêndices espiralados[†]
8	Polypodiopsida (exceto Equisetaceae)	Frondes das samambaias[††]; vernação circinada (perdido em Psilotaceae)[††]; rizoides do gametófito septados[†]
9	Polypodiidae	Esporângio apresentando deiscência com ânulo distinto[†]; anterídios superficiais no gametófito[†]; célula operculada no anterídio[†]; traço foliar em forma de C[†]; possivelmente, anatomia sifono-dictiostélica[†]
10	Salviniales	Heterosporia[†]
11	Polypodiales	Esporângio com um ânulo vertical[†]

A posição dos esporângios também difere entre licófitas e samambaias. Nas licófitas, os esporângios se localizam sempre na face superior dos microfilos ou na junção dos microfilos com o caule (Kenrick e Crane, 1997a). Nas samambaias, com exceção das Psilotaceae e Ophioglossaceae, os esporângios sempre se localizam na face inferior das frondes ou em suas margens (Vasco et al., 2013).

As diferenças entre licófitas e demais plantas vasculares também podem ser encontradas estruturalmente no genoma do cloroplasto desses grupos. Samambaias e espermatófitas apresentam uma inversão de cerca de 30.000 pares de bases na região longa em cópia única (LSC – *Large Single Copy*) do DNA plastidial em relação às licófitas e plantas avasculares (Raubeson e Jansen, 1992). Essa mutação estrutural que alterou a ordem dos genes nessa região do cloroplasto provavelmente ocorreu no ancestral comum entre samambaias e espermatófitas, após a divergência das licófitas, fornecendo mais evidências da história evolutiva distinta das linhagens das licófitas e das samambaias (Kranz e Huss, 1996; Raubeson e Jansen, 1992).

2. Licófitas e samambaias ao longo da história

2.1. Licófitas

As primeiras licófitas aparecem no registro fóssil no Período Devoniano, há cerca de 400 milhões de anos (para datas das eras geológicas, consultar a Carta Cronoestratigráfica Internacional – www.stratigraphy.org). No final desse período, todas as linhagens dentro de licófitas já estavam presentes no registro fóssil, exceto Selaginellales, que aparece no início do Período Carbonífero (Bateman, 1996; Bateman et al., 2007; Kenrick e Crane, 1997a). A linhagem das licófitas é monofilética, mesmo com a inclusão de grupos fósseis, como Protolepidodendrales, Lepidodendrales e Drepanophycaceae (Kenrick e Crane, 1997a). A linhagem extinta Zosterophyllopsida é considerada a mais proximamente relacionada às licófitas (Gensel e Berry, 2001; Kenrick e Crane, 1997a; 1997b), formando com estas o grupo denominado Lycophytina (Kenrick e Crane, 1997a). As Zosterophyllopsida compartilhavam com as licófitas a forma dos esporângios e, também, a organização do xilema, embora não apresentassem folhas, diferindo, portanto, inclusive na posição dos esporângios (Kenrick e Crane, 1997a). Para uma revisão detalhada dos grupos fósseis de licófitas e Zosterophyllopsida, ver Kenrick e Crane (1997a).

As licófitas viventes incluem três linhagens distintas, 1.338 espécies estimadas e 18 gêneros (ver nota de rodapé 2, p. 123). Cada linhagem corresponde a uma família: Isoetaceae (um gênero, *Isoetes* e 250 espécies), Lycopodiaceae (16 gêneros e 388 espécies) e Selaginellaceae (um gênero, *Selaginella*, com estimadas 700 espécies) (PPG I, 2016; capítulo 5 deste livro). Registros fósseis indicam, entretanto, que as licófitas dominaram a flora terrestre nos períodos Devoniano e Carbonífero e que a riqueza e a diversidade morfológica e reprodutiva dos grupos existentes hoje são

comparativamente baixas em relação aos grupos fósseis (p.ex., Bateman et al., 1992; Gensel et al., 2020; Kenrick e Crane, 1997a; Phillips e DiMichele, 1992). Todas as espécies de licófitas viventes são herbáceas, mas, durante o Período Carbonífero, linhagens de licófitas arborescentes gigantes, como as Lepidodendrales (parte do grupo conhecido como licopsidas rizomórficas – Kenrick e Crane, 1997; Phillips e DiMichelle, 1992), dominaram o ambiente e as paisagens das áreas tropicais pantanosas, tendo papel preponderante na ecologia dos ambientes da época (Phillips e DiMichele, 1992). As licófitas arborescentes do Carbonífero são um componente importante da flora que deu origem aos extensos depósitos de carvão mineral encontrados na Europa e na América do Norte (Bateman et al., 1992; Kenrick e Crane, 1997a). Mudanças climáticas no fim do Período Carbonífero podem ter influenciado o processo de extinção dessas linhagens (Kenrick e Davis, 2004).

As principais características das licófitas viventes são as folhas do tipo microfilos – folhas simples, inteiras, não ramificadas, sésseis e inervadas por uma única nervura (tabela 1). Os microfilos são, geralmente, estruturas pequenas, mas podem atingir até 1 m de comprimento em algumas espécies de *Isoetes*. Entretanto, não apresentam a complexidade anatômica e variedade de formas observadas nas frondes de samambaias ou nas folhas de espermatófitas. Além dos microfilos, as licófitas apresentam esporângios reniformes laterais, de deiscência transversal e que se dispõem adaxialmente nos microfilos ou então na axila destes (Kenrick e Crane, 1997a). Os microfilos associados aos esporângios são denominados esporofilos e podem ser morfologicamente similares aos microfilos estéreis, como em *Phlegmariurus* (Lycopodiaceae), ou distintos, como ocorre em *Selaginella* (Selaginellaceae) e em alguns gêneros de Lycopodiaceae (p.ex., *Lycopodium*, *Pseudolycopodiella*) (Kenrick e Crane, 1997a; capítulo 2 deste livro).

Em termos do ciclo de vida, as licófitas podem apresentar estratégias diferentes. As Lycopodiaceae são homosporadas, produzindo apenas um tipo de esporângio e um tipo de esporo. Esses, após a dispersão, germinam e dão origem a gametófitos bissexuais (Haufler et al., 2016). Já a linhagem formada por Isoetaceae e Selaginellaceae inclui as licófitas heterosporadas. Nesse grupo, o esporófito produz megasporângios e microsporângios separados e independentes, que dão origem a megásporos e micrósporos, respectivamente. Após dispersão, megásporos dão origem a gametófitos com arquegônios (arquegoniados), e micrósporos dão origem a gametófitos com anterídios (anteridiados), garantindo a reprodução sexuada cruzada (Peterson e Burd, 2016). Além da heterosporia, Isoetaceae e Selaginellaceae compartilham a presença de lígula, uma estrutura foliar localizada na face adaxial dos microfilos (Kenrick e Crane, 1997a).

A família Isoetaceae compreende plantas de hábito preferencialmente aquático, vivendo completamente ou parcialmente submersas, com algumas espécies terrestres (figuras 3A e B). Algumas hipóteses sugerem que a mudança do hábito aquático para o hábito terrestre pode ter acontecido repetidas vezes (Taylor e Hickey, 1992). A morfologia simplificada das espécies de Isoetaceae é única entre as licófitas: os microfilos são lacunosos, com aerênquima; os esporângios ficam contidos na base dos microfilos (figura 3B) (Taylor e Hickey, 1992; capítulo 5 deste livro). *Isoetes* é o único representante vivente de uma linhagem com um rico registro fóssil, as licopsidas rizomórficas (Bateman et al., 1992; Phillips e DiMichele, 1992). Os representantes aquáticos do gênero apresentam um caminho metabólico conhecido como CAM aquático (Metabolismo Ácido das Crassuláceas), que pode ser facultativo ou obrigatório, o que possibilita eficiência na fotossíntese em ambientes aquáticos com baixas concentrações de gás carbônico. Além disso, essas espécies apresentam adaptações morfológicas e fisiológicas necessárias para essa estratégia ecofisiológica (Keeley, 2014).

A família Selaginellaceae engloba também um único gênero, *Selaginella*, de hábito preferencialmente terrestre ou rupícola (capítulo 5 deste livro). Aparentemente, essa linhagem divergiu de Isoetaceae há cerca de 370 milhões de anos, no Período Devoniano (Korall et al., 1999), e, logo no início da história da linhagem, o dimorfismo dos microfilos já estava presente (Thomas, 1992) (figura 3C).

A família Lycopodiaceae ocupa um amplo espectro de hábitats e exibe uma diversidade morfológica maior do que observada nas outras linhagens de licófitas viventes, podendo ser semiaquáticas, escandentes, terrestres ou epífitas (Field et al., 2016). Essa diversidade está refletida na atual classificação da família, na qual são reconhecidos vários gêneros (PPG I, 2016), e duas subfamílias que correspondem a duas grandes linhagens que divergiram entre si no Período Carbonífero (Wikström e Kenrick, 2001) (figuras 3D-E).

2.2. Samambaias

As samambaias aparecem no registro fóssil no Período Devoniano, representadas por diversas linhagens que se extinguiram antes do final do Paleozoico, como as Cladoxylopsidas, Stauropterides e Zygopterides (Rothwell e Stockey, 2008). Entretanto, por volta do final do período Carbonífero e durante o Permiano, um período de mudanças climáticas globais, houve uma drástica mudança na composição de famílias de samambaias no registro fóssil, com o surgimento, entre outras, das linhagens viventes (Rothwell, 1996; Rothwell e Stockey, 2008).

As samambaias viventes correspondem a um grupo monofilético (Nitta et al., 2022; Rothfels et al., 2015; Ruhfel et al., 2014; Schneider et al., 2004; Testo e Sundue; 2016; para uma revisão de publicações anteriores a esse período, ver Smith et al., 2006), irmão das plantas com semente, ou espermatófitas (figura 1) e inclui as famílias Psilotaceae e Equisetaceae, antes não consideradas como pertencentes a esse grupo (Pryer et al., 2001; Grewe et al., 2013). Apesar de ser bem suportado por filogenias baseadas em dados moleculares e morfológicos (Schneider et al., 2009), ainda não foi estabelecida nenhuma sinapomorfia morfológica clara para as samambaias (Schuettpelz e Pryer, 2008).

As samambaias correspondem, atualmente, à classe Polypodiopsida, com 10.578 espécies estimadas, distribuídas em 48 famílias e 319 gêneros (ver nota de rodapé 2, p. 123) (PPG I, 2016). Quatro linhagens distintas são reconhecidas entre as samambaias, correspondendo a quatro subclasses: Equisetidae, Ophioglossidae, Marattiidae e Polypodiidae (PPG I, 2016; figura 2). Equisetidae inclui as cavalinhas (Equisetales – Equisetaceae); Ophioglossidae inclui duas ordens, cada uma com uma única família, Psilotales (Psilotaceae) e Ophioglossales (Ophioglossaceae); Marattiidae inclui a família Marattiaceae; e Polypodiidae inclui as demais, as samambaias leptosporangiadas (Schuettpelz e Pryer, 2008; capítulo 5 deste livro; figura 2).

As folhas são do tipo fronde (Corvez et al., 2012) e apresentam grande diversidade morfológica e funcional. São órgãos fotossintetizantes, mas também responsáveis, nas samambaias, pela reprodução vegetativa (por meio de gemas), dispersão de esporos e diversas outras funções (Vasco et al., 2013). Podem ser inteiras, palmadas, pedadas, digitadas a muitas vezes divididas, com um centímetro a vários metros de comprimento (Vasco et al., 2013, Capítulo 2 deste livro) (figuras 3F-Q).

Com relação à reprodução, as samambaias também podem ser, como as licófitas, homosporadas ou heterosporadas (Schuettpelz e Pryer, 2008). A grande maioria das linhagens apresentam homosporia; a heterosporia está restrita à linhagem das samambaias aquáticas, as Salviniales (figura 2) (Schuettpelz e Pryer, 2008). Os esporângios também apresentam diferentes origens ontológicas nas samambaias, podendo ser do tipo eusporângio (nas Equisetaceae, Ophioglossaceae e Marattiaceae; figuras 3G e K) ou leptosporângio (nas famílias da subordem Polypodiidae) (capítulo 2 deste livro).

As atuais hipóteses de relações filogenéticas na linhagem das samambaias estão sinteticamente ilustradas na figura 2, com base na topologia apresentada em PPG I (2016). Uma versão atualizada da árvore filogenética das samambaias pode ser encontrada em Nitta et al. (2022). O posicionamento de Equisetidae, que seria

a primeira linhagem divergente dentre as samambaias baseado nos trabalhos de Pryer et al., (2001; 2004), Qiu et al. (2006) e Grewe (et al. (2013), entre outros, ainda é contencioso (figura 2, figura 3F-H). Apesar da publicação de diversos estudos filogenômicos, ainda há debate sobre o posicionamento da linhagem. Nitta et al. (2022) recuperaram o clado como grupo irmão de Ophioglossidae, que por sua vez seria irmão de um clado formado por Marattiidae como irmão das demais samambaias. Reconstruções filogenéticas baseadas em transcriptomas (Pelosi et al., 2022) ou no mitogenoma, o genoma mitocondrial (Knie et al., 2015), concordam com estudos prévios baseados em poucas regiões do plastoma (p.ex. Texto e Sundue, 2016) ou do genoma nuclear (Rothfels et al., 2015) que colocam Equisetidae como irmã de todas as outras linhagens de samambaias.

As Equisetidae fazem parte de um grupo muito antigo e diverso no registro fóssil: as Sphenopsida. Análises incluindo o diverso registro fóssil da linhagem sugerem que o grupo divergiu das linhagem das demais samambaias desde o Devoniano ou Siluriano (Elgorriaga et al., 2018; Rothfels et al., 2015; Testo e Sundue, 2016). Grupos fósseis próximos a Equisetaceae, as Archaeocalamitaceae e as Calamitaceae, apresentavam hábito arborescente e eram comuns em ecossistemas florestais no Período Carbonífero, extinguindo-se no Período Permiano (Elgorriaga et al., 2018; Mamay e Bateman, 1991). Atualmente, a linhagem inclui uma única família, Equisetaceae, e um único gênero, *Equisetum*, com uma morfologia muito distinta das demais samambaias (figuras 3F-H). Apresentam esporangióforos (figura 3G), e as folhas são extremamente reduzidas e restritas a nós, onde também se inserem ramos (figura 3H) (Kenrick e Crane, 1997a).

Ophioglossidae inclui duas linhagens que correspondem às famílias Psilotaceae e Ophioglossaceae, respectivamente (figura 2) (Pryer et al., 2004; Rothfels et al., 2015). As duas famílias são pouco diversas e apresentam o esporófito morfologicamente simplificado: Psilotaceae, sem raízes e com folhas reduzidas, assemelha-se à reconstituição das primeiras plantas vasculares, mas a morfologia simplificada do esporófito é uma característica derivada (figura 3J). O gametófito das Psilotaceae apresenta características morfológicas similares aos gametófitos de alguns grupos de samambaias basais, como Ophioglossaceae, Gleicheniaceae e Schizaeaceae (Bierhorst, 1977; Kenrick e Crane, 1997a). As espécies de Ophioglossaceae, embora não sejam tão simplificadas quanto as Psilotaceae, apresentam o corpo dividido em um rizoma subterrâneo, com uma raiz não ramificada e sem pelos radiculares, e apenas uma fronde como parte aérea. A fronde é dividida em trofóforo (parte estéril) e esporóforo (parte

fértil) (Hauk et al., 2003) (figura 3I). A história evolutiva de Ophioglossaceae é enigmática, principalmente, devido ao parco registro fóssil, com registros de esporos do Mesozoico e um único registro completo recente, do Cenozoico inferior (Rothwell e Stockey, 2008).

Marattiidae inclui uma única família, Marattiaceae. Ao contrário das Ophioglossidae, as samambaias marattioides apresentam um extenso e diverso registro fóssil, que começa no final do Período Carbonífero e início do Permiano, com representantes arborescentes que podem ter sido componentes importantes do estrato arbóreo em ambientes tropicais (Murdock, 2008; Rothwell e Sockey, 2008). Possivelmente, devido a mudanças climáticas, houve um declínio em riqueza e abundância dessas linhagens fósseis durante os Períodos Jurássico e Cretáceo (Rothwell e Stockey, 2008). Marattiaceae apresenta, geralmente, esporângios total ou parcialmente fundidos em sinângios, estípulas na base do pecíolo e rizomas, raízes e frondes carnosos (capítulo 5 deste livro).

A subclasse Polypodiidae corresponde à linhagem das samambaias leptosporangiadas, o grupo mais diverso entre as samambaias (Nitta et al. 2022; PPG I, 2016; Rothfels et al., 2015). As samambaias leptosporangiadas englobam sete linhagens, que correspondem a sete ordens diferentes: Osmundales, Hymenophyllales, Gleicheniales, Schizaeales, Salviniales, Cyatheales e Polypodiales (PPG I, 2016). Análises filogenômicas baseadas em dados nucleares e plastidiais (p.ex., Du et al., 2022; Nitta et al., 2022; Pelosi et al., 2022) revelam o não-monofiletismo de Gleicheniales e um posicionamento ainda não consolidado de Gleicheniaceae e Hymenophyllaceae (Du et al., 2022; Nitta et al., 2022; Pelosi et al., 2022). As relações na base de Polypodiales também ainda estão controversas, especialmente o posicionamento de Pteridiniae e Dennstaedtiinae em relação à linhagem eupolypods (Du et al., 2021; Du et al., 2022; Nitta et al., 2022; Pelosi et al.; 2022) (figura 2).

Dentre as samambaias leptosporangiadas, algumas são importantes componentes da flora atual, como as samambaiaçus ou samambaias arborescentes (Cyatheaceae e Dicksoniaceae). Entretanto, as Polypodiales, também denominadas clado *cathetogyrates*, roubam a cena: correspondem a 80% da diversidade atual das samambaias (Nitta et al. 2022; PPG I, 2016). Ocupam os mais diversos hábitats, de desertos a florestas tropicais, e os mais diversos nichos, sendo terrestres, epífitas, hemiepífitas, rupícolas e anfíbias. Algumas linhagens em Polypodiales são extremamente diversas e compostas principalmente por epífitas. O epifitismo é uma condição derivada, tendo evoluído diversas vezes em diferentes linhagens, como Aspleniaceae, Hymenophyllaceae,

Elaphoglossum (Dryopteridaceae), as Pteridaceae vittarioides e Polypodiaceae (Schuettpelz e Pryer, 2009; Sundue et al., 2015). Esses grupos correspondem a uma importante parte da comunidade epifítica nas florestas tropicais atuais (Freitas et al., 2016).

Figura 3: Diversidade das licófitas e samambaias. A – B. *Isoetes serracarajensis* J.B.S. Pereira, Salino & Stützel (Isoetaceae). A – Hábito. B –Detalhe mostrando base do microfilo com esporângio (em marrom). C –*Selaginella flexuosa* Spring (Selaginellaceae). Parte apical do caule com duas fileiras de microfilos dorsais e laterais e estróbilos. D – *Phlegmariurus pungentifolius* (Silveira) B.Øllg. (Lycopodiaceae). Microfilos e esporângios na axila dos microfilos. E – *Diphasiastrum thyoides* (Willd.) Holub (Lycopodiaceae). Ramos aéreos com eixos vegetativos com microfilos (parte inferior) e pedúnculos com estróbilos. F – G. *Equisetum telmateia* Ehrh. (Equisetaceae). F – Hábito. G – Detalhe do estróbilo. H – *Equisetum giganteum* L. (Equisetaceae). Detalhe mostrando o nó, de onde saem folhas e ramos laterais. I – *Helmintostachys zeylanica* (L.) Hook. (Ophioglossaceae). Fronde hemidimorfa mostrando parte estéril e fértil. J – *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv. (Psilotaceae). Eixo com sinângios imaturos. K – *Eupodium kaulfussii* (J.Sm.) Hook. (Marattiaceae). Face abaxial da fronde mostrando sinângios pedunculados. L – *Trichomanes polypodioides* L. (Hymenophyllaceae). Fronde com soros marginais. M – *Schizaea elegans* (Vahl) Sw. (Schizaeaceae). Fronde com segmentos férteis na parte apical. N – *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae). Hábito. O – *Saccoloma inaequale* (Kunze) Mett. (Saccolomataceae). Face abaxial da fronde mostrando soros marginais. P – *Diplazium cristatum* (Desr.) Alston. (Athyriaceae). Face abaxial da fronde mostrando soros lineares. Q – *Dryopteris wallichiana* (Spreng.) Hyl. (Dryopteridaceae). Hábito

Fonte: A-E e I-Q, Thaís Elias Almeida; F-G, A. Salino; H, Vinícius A. O. Dittrich.

A existência de um expressivo registro fóssil levou a concepções, no passado, de que licófitas e samambaias são grupos que, uma vez tendo dominado a flora e o ambiente terrestre, sucumbiram à competição e à predominância quando da diversificação das angiospermas no Cretáceo (Crane, 1987; Carvalho et al., 2021). Estudos baseados no registro fóssil sugerem que, durante a evolução das samambaias leptosporangiadas, houve três diferentes radiações ou pulsos de evolução (sumarizados em Rothwell e Stockey, 2008). A primeira radiação ocorreu por volta do final do Período Carbonífero, e as linhagens surgidas nesse pulso se tornaram extintas por volta do final da Era Paleozoica. Durante a segunda radiação, surgiram as linhagens correspondentes às famílias Osmundaceae, Hymenophyllaceae, e famílias pertencentes às ordens Gleicheniales, Schizaeales e Cyatheales (figura 2; PPG I, 2016), além de ao menos uma família extinta (Rothwell e Stockey, 2008). O terceiro pulso corresponde à radiação da linhagem denominada *cathetogyrates* (equivalente à ordem Polypodiales em PPG I, 2016; Smith et al., 2006). Evidências sugeriam que a terceira radiação estaria ligada, principalmente, à diversificação de linhagens predominantemente terrestres entre as Polypodiales, que teriam conseguido colonizar o subbosque das florestas dominadas por angiospermas (Schneider et al., 2004; Schuettpelz e Pryer, 2009). A radiação das linhagens epifíticas dentro das *cathetogyrates*, teria ocorrido mais recentemente, no começo da Era Cenozoica, aparentemente relacionada às mudanças climáticas como o aumento da temperatura e da precipitação após o máximo térmico do Paleoceno/Eoceno (*Paleocene/Eocene thermal maximum*, PETM, em inglês) (Rothfels et al., 2015; Schuettpelz e Pryer, 2009; Sundue et al., 2015; Testo e Sundue, 2016).

Algumas hipóteses sugeriam que a terceira radiação das samambaias leptosporangiadas no Cretáceo teria ocorrido, provavelmente, em resposta às mudanças ecológicas e ambientais decorrentes da radiação das angiospermas e do surgimento das florestas e paisagens dominadas por esses grupos, que teriam criado nichos ecológicos para colonização por espécies tanto terrestres quanto epífitas (Schneider et al., 2004; Schuettpelz e Pryer, 2009, Testo e Sundue, 2016). A descoberta em alguns grupos em Cyatheales e Polypodiales de um fotorreceptor quimérico, fornece indicativos de que adaptações fisiológicas podem ter desempenhado um papel-chave nesse pulso de diversificação. Esse fotorreceptor é sensível aos comprimentos de onda vermelho/vermelho distante como o fitocromo, e também sensível à luz azul, como as fototropinas. Tal fotorreceptor aumenta a capacidade de respostas fototrópicas e fotomorfogênicas em ambientes sombreados, permitindo uma otimização da absorção de luz (Cai et al., 2021; Kawai et al., 2003; Li et al., 2014; 2015).

Em contraposição ao cenário baseado no registro fóssil, reconstruções filogenéticas utilizando dados genômicos plastidiais e nucleares com amostragem abrangente (Du et al. 2021; Nitta et al. 2022; Pelosi et al. 2022) mostram que as idades dos grupos *stem* e *crown*[3] em samambaias, especialmente as Polypodiales, parecem ser mais antigas do que o previamente encontrado (Schneider et al., 2004; Schuettpelz e Pryer, 2009; Testo e Sundue, 2016). Du et al. (2021) estimaram a origem de Polypodiales durante o Triássico, com a maioria das famílias da ordem surgindo durante o Jurássico superior/Cretáceo inferior, enquanto Nitta et al. (2022) encontraram datas ainda mais antigas para Polypodiales e as samambaias leptosporangiadas como um todo. Esse último trabalho baseia-se em um conjunto de 51 fósseis revisados taxonomicamente, quase o dobro do número de fósseis usados previamente na calibração de estimativas de tempo de divergência em samambaias (Schuettpelz e Pryer, 2009; Testo e Sundue, 2016). As evidências apresentadas nesses trabalhos contestam a hipótese de uma radiação das samambaias "à sombra das angiospermas", como colocado por Schneider et al. (2004) e outros (Schuettpelz e Pryer, 2009; Testo e Sundue, 2016) e suportam a ideia do modelo de Fuso Longo de diversificação (*Long fuse model*; Springer et al., 2019), com uma origem antiga de Polypodiales e a diversificação das famílias acontecendo através de um longo período de tempo (Du et al., 2021; Nitta et al., 2022).

A ausência de fósseis conhecidos de Polypodiales precedendo o Cretáceo (Du et al., 2021) gera essa discrepância entre o que é observado no registro fóssil e os resultados de análises filogenômicas. Como colocado por Nitta et al. (2022), é preciso ter cautela na interpretação histórica baseada em datas advindas de estimativas de tempo de divergência que sejam muito mais antigas que os fósseis disponíveis, embora esses resultados tenham sido recuperados em estudos usando diferentes fontes de dados (Du et al., 2021; Nitta et al., 2022; Pelosi et al., 2022). A ausência de fósseis pode estar relacionada à baixa diversidade das Polypodiales durante o Triássico ou o Jurássico, a algum fator geográfico, por exemplo, ocorrência em áreas desfavoráveis à fossilização, ou a outros fatores que geram incompletude do registro fóssil (Du et al., 2021).

Em escalas menos profundas da árvore da vida de samambaias e licófitas, por exemplo, abaixo do nível de família, é comum que o surgimento da diversidade

[3] Grupo Crown é um agrupamento que inclui todas as espécies viventes de um determinado grupo mais o seu último ancestral comum. Grupo Stem corresponde ao agrupamento das espécies fósseis que também são descendentes desse mesmo ancestral (Budd e Jensen, 2000).

que observamos hoje não necessariamente coincida com a origem da linhagem em si. Esse padrão é encontrado tanto em licófitas quanto em samambaias. Para as licófitas, por exemplo, embora tenham surgido há muito tempo, evidências recentes indicam que os grupos mais diversos dentre os viventes, como a subfamília Huperzioideae e *Isoetes*, surgiram de eventos de diversificação recentes (Pereira et al., 2017; Testo et al., 2018; Wikström et al., 1999; Wikström e Kenrick, 2001). O mesmo padrão é observado para outros grupos como Cyatheaceae (Korall e Pryer, 2014), Dryopteridaceae (Le Péchon et al., 2016), Gleicheniaceae (Lima, 2022), Polypodiaceae (Sundue et al., 2014), dentre diversos outros.

A história evolutiva de licófitas e samambaias é complexa, com muitos eventos de hibridização, antigos e recentes (p.ex. Bloesch et al., 2022; Pelosi et al., 2022), duplicações do genoma inteiro (WGD – *whole genome duplication*; Pelosi et al., 2022) e outros processos, como introgressão (Petlewski et al., 2022) e ordenação incompleta de linhagens (*incomplete lineage sorting*). Esses e outros processos podem gerar incongruências e interferir nas reconstruções filogenéticas e tem que ser levados em consideração nas análises, especialmente usando dados genômicos, tanto nucleares (Bloesch et al., 2022; Lima 2022; Pelosi et al., 2022) quanto plastidiais (Wang et al., 2022).

O panorama apresentado acima mostra que ainda há diversas questões em aberto sobre datas de divergência e relações filogenéticas, desde os ramos mais profundos até os mais recentes. Estudos na escala das Ômicas (genômica, transcriptômica, proteômica, etc.), cada vez mais acessíveis devido ao baixo custo de sequenciamento e a novas ferramentas bioinformáticas, em breve poderão esclarecer essas e outras questões interessantes sobre a árvore da vida de licófitas e samambaias.

Agradecimentos

Agradeço a Alejandra Vasco, Alexandre Salino, Lana S. Sylvestre e Leandro L. Giacomin pela leitura crítica, comentários e sugestões, e a Alexandre Salino e Vinícius Antônio de Oliveira Dittrich por disponibilizar as belas imagens de *Equisetum*. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de produtividade.

Referências

Bateman, R. M. "An overview of lycophyte phylogeny". In Camus J. M., Gibby M. e Johns J.M. (Eds.). *Pteridology in Perspective*. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996, p. 405–415.

Bateman, R. M.; Dimichele, W. A. e Willard, D. A. "Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent lycopsids from the carboniferous of Euramerica, an essay on paleobotanical phylogenetics". *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1992, 79 (3), p. 500–559.

Bateman, R. M. et al. "Do eligulate herbaceous lycopsids occur in Carboniferous strata? *Hestia eremosa* gen. et sp. nov. from the Mississippian of Oxroad Bay, East Lothian, Scotland". *Review of Palaeobotany and Palyonolgy,* 2007, 144, p. 323–335.

Beerling, D. J. e Fleming, A. J. "Zimmermann's telome theory of megaphyll leaf evolution: a molecular and cellular critique". *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10 (1), p. 4–12.

Bierhorst, D. W. "The systematic position of *Psilotum* and *Tmesipteris*". *Brittonia*, 1977, 29, p. 3–13.

Budd, G. E. e Jensen, S. "A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla". *Biological Reviews*, 2000, 75, p. 253–295.

Cai, S.; et al. Evolution of rapid blue-light response linked to explosive diversification of ferns in angiosperm forests. New Phytologist, 2021, 230(3), pp. 1201–1213. https://doi.org/ 10.1111/ nph.17135.

Carvalho, M. R.; et al. Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern Neotropical rainforests. Science, 2021, 372, pp. 63–68. https://doi.org/10.1126/science.abf1969

Christenhusz, M. J. M. e Chase, M. W. "Trends and concepts in fern classification". *Annals of Botany*, 2014, 113, p. 571–594.

Corvez, A. et al. "Diversity and evolution of the megaphyll in Euphyllophytes, phylogenetic hypotheses and the problem of foliar organ definition". *Comptes Rendus Palevol*, 2012, 11 (6), p. 403–418.

Crane, P. R. "Vegetational consequences of the angiosperm diversification". In Friis, E. M. et al. (Eds.). *The origin of Angiosperms and their biological consequences*. New York: Cambridge University Press, 1987, p. 107–144.

Du, X.-Y.; et al. Simultaneous diversification of Polypodiales and angiosperms in the Mesozoic. Cladistics, 2021, 37, pp. 518–539. https://doi.org/10.1111/cla.12457.

Du, X.-Y.; et al. Structural Variation of Plastomes Provides Key Insight Into the Deep Phylogeny of Ferns. Frontiers in Plant Science, 2022, 13, 862772. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.862772.

Elgorriaga, A. et al. "Origin of *Equisetum*: evolution of horsetails (Equisetales) within the major euphyllophyte clade Sphenopsida". *American Journal of Botany*, 2018, 105 (8), p. 1–18.

Farrar, D. R. e Mickel, J. T. "*Vittaria appalachiana*: a name for the 'Appalachian Gametophyte'". *American Fern Journal*, 1991, 81 (3): 69–75.

Field, A. R. et al. "Molecular phylogenetics and the morphology of the Lycopodiaceae subfamily Huperzioideae supports three genera: Huperzia, Phlegmariurus and Phylloglossum". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2016, 94, p. 635–657.

Freitas, L. et al. "A comprehensive checklist of vascular epiphytes of the Atlantic Forest reveals outstanding endemic rates". *PhytoKeys*, 2016, 68, p. 65–79.

Gensel, P. G. "The earliest land plants". *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39, p. 459–477.

Gensel, P. G. e Berry, C. M. "Early Lycophyte Evolution". *American Fern Journal*, 2001, 91 (3), p. 74–98.

_____ et al. "Back to the beginnings: the Silurian-Devonian as a time of major innovation in plants and their communities". In Martinetto, E. et al. (Eds.). *Nature through time*. Springer Textbooks in Earth Sciences, Geography and Environment, 2020, p. 367–398.

Grewe, F. et al. "Complete plastid genomes from *Ophioglossum californicum*, *Psilotum nudum*, and *Equisetum hyemale* reveal an ancestral land plant genome structure and resolve the position of Equisetales among monilophytes". *BMC Evolutionary Biology,* 2013, 13 (8).

Harris, B. et al. Phylogenomic Evidence for the Monophyly of Bryophytes and the Reductive Evolution of Stomata. Current Biology, 2020, 30, p. 2001–2012.

Haufler, C. H. et al. "Sex and the single gametophyte, revising the homosporous vascular plant life cycle in light of contemporary research". *BioScience*, 2016, 66 (11), p. 928–937.

Hauk, W. D. et al. "Phylogenetic studies of Ophioglossaceae: evidence from *rbcL* and *trnL-F* plastid DNA sequences and morphology". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2003, 38, p. 131–151.

Holttum, R. E. "The classification of ferns". *Biological Reviews*, 1949, 24 (3), p. 267–296.

Imaichi, K. "Meristem organization and organ diversity". In Ranker T. A. e Haufler C. H. (Eds.). *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. New York: Cambridge University Press, 2008, p. 75–103.

Kawai, H. et al. "Responses of ferns to red light are mediated by an unconventional photoreceptor". *Nature*, 2003, 421, p. 287–290.

Keeley J. E. "Aquatic CAM photosynthesis: A brief history of its discovery". *Aquatic Botany*, 2014, 118, p. 38–44.

Kenrick, P. e Crane, P. R. *The origin and early diversification of land plants: a cladistic study*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1997a.

Kenrick, P. e Crane, P. R. "The origin and early evolution of plants on land". *Nature*, 1997b, 389, p. 33–39.

Kenrick, P. e Davis, P. *Fossil Plants*. Washington DC: Smithsonian Books, 2004.

Knie, N. et al. "Horsetails are the sister group to all other monilophytes and Marattiales are sister to leptosporangiate ferns". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2015, 90, p. 140–149.

Korall, P. e Pryer, K. M. Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaceae): evidence for Gondwanan vicariance and limited transoceanic dispersal. Journal of Biogeography, 2014, 41, p. 402-413. https://doi.org/10.1111/jbi.12222

Korall, P. et al. "Phylogeny of Selaginellaceae: evaluation of generic/subgeneric relationships based on *rbc*L gene sequences". *International Journal of Plant Sciences*, 1999, 160 (3), p. 585–594.

Kranz, H. D. e Huss, V. A. R. "Molecular evolution of pteridophytes and their relationships to seed plants: Evidence from complete 18S rRNA gene sequences". *Plant Systematics and Evolution*, 1996, 202, p. 1-11.

Le Péchon, T.; et al. A well-sampled phylogenetic analysis of the polystichoid ferns (Dryopteridaceae) suggests a complex biogeographical history involving both boreotropical migrations and recent transoceanic dispersals. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2016, 98, pp. 324–336. http://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.02.018.

Li, F.-W. et al. "Horizontal transfer of an adaptive chimeric photoreceptor from bryophytes to ferns". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111, p. 6672-6677.

Li, F.-W. et al. "Phytochrome diversity in green plants and the origin of canonical plant phytochromes". *Nature Communications*, 2015, 6, 7852.

Lima, L. V. Estudos sistemáticos, filogenéticos e biogeográficos na família Gleicheniaceae C.Presl. (Polypodiopsida). Tese de Doutorado, Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UFMG, Belo Horizonte.

Mamay, S. H. e Bateman, R. M. "*Archaeocalamites lazarii*, sp. nov.: the range of Archaeocalamitaceae extended from the lowermost Pennsylvanian to the mid-lower Permian". *American Journal of Botany*, 1991, 78 (4), p. 489–496.

Murdock, A. G. "Phylogeny of marattioid ferns (Marattiaceae): inferring a root in the absence of a closely related outgroup". *American Journal of Botany*, 2008, 95 (5), p. 626–641.

Nitta, J. H.; Schuettpelz, E.; Ramírez-Barahona, S. e Iwasaki, W. An open and continuously updated fern tree of life. Frontiers in Plant Science, 2022, 13, 909768. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.909768.

Pelosi, J. A.; Kim, E. H.; Barbazuk, W. B. e Sessa, E. B. Phylotranscriptomics Illuminates the Placement of Whole Genome Duplications and Gene Retention in Ferns. Frontiers in Plant Science, 2022, 13, 882441. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.882441.

Pereira, J. B. S.; Labiak, P. H.; Stützel, T. e Schulz, C. Origin and biogeography of the ancient genus Isoëtes with focus on the Neotropics. Botanical Journal of the Linnean Society, 2017, 185, 253–271. https://doi.org/10.1093/botlinnean/box057.

Peterson, K. B. e Burd, M. "Why did heterospory evolve?". *Biological Reviews*, 2016, 92, 3 p. 1739–1754.

Petlewski, A. R.; et al. Re-evaluating the Systematics of Dendrolycopodium Using Restriction--Site Associated DNA-Sequencing. Frontiers in Plant Science, 2022, 13, 912080. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.912080.

Phillips, T. L. e Dimichele, W. A. "Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in late carboniferous swamps of Euramerica". *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1992, 79 (3), p. 560–588.

Pinson, J. B. et al. "The separation of generations: biology and biogeography of long-lived sporophyte-less fern gametophytes". *International Journal of Plant Sciences*, 2017, 178, 1, pp 1–18.

PPG I – The Pteridophyte Phylogeny Group. "A community-derived classification for extant lycophytes and ferns". *Journal of Systematics and Evolution*, 2016, 54 (6), p. 563–603.

Pryer, K. M. et al. "Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants". *Nature*, 2001, 409, p. 618–622.

Pryer, K. M. et al. "Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences". *American Journal of Botany*, 2004, 91, p. 1582–1598.

Puttick, M. N. et al. "The interrelationships of land plants and the nature of the ancestral embryophyte". *Current Biology*, 2018, 28, 733–745.

Qiu, Y.-L. et. al. "The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103 (42), p. 15511–15516.

Raubeson, L. A. e Jansen, R. K. "Chloroplast DNA evidence on the ancient evolutionary split in vascular land plants". *Science*, 1992, 255, p. 1697–1699.

Ricklefs, R. E. "Estimating diversification rates from phylogenetic information". *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, 22 (11), p. 601–610.

Ridley, M. *Evolução*. Porto Alegre: Artmed, 2006.

Rothfels, C. J. et al. "The evolutionary history of ferns inferred from 25 low-copy nuclear genes". *American Journal of Botany*, 2015, 102, p. 1089–1107.

Rothwell, G. W. "Phylogenetic relationships of ferns: a palaeobotanical perspective". In Camus, J. M. et al. (Eds.). *Pteridology in Perspective*. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996, p. 395–404.

Rothwell, G. W. e Stockey, R. A. "Phylogeny and evolution of ferns: a paleontological perspective". In Ranker, T. A. e Haufler, C. H. (Eds.). *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. New York: Cambridge University Press, 2008, p. 332–366.

Ruhfel, B.R. et al. "From algae to angiosperms–inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes". *BMC Evolutionary Biology*, 2014, 14 (1), p. 23.

Schneider, H. et al. "Ferns diversified in the shadow of angiosperms". *Nature*, 2004, 428, p. 553–557.

Schneider H.; Smith A. R. e Pryer, K. M. "Is morphology really at odds with molecules in estimating fern phylogeny?" *Systematic Botany*, 2009, 34, p. 455–475.

Schuettpelz, E. e Pryer, K. M. "Fern phylogeny". In Ranker, T. A. e Haufler, C. H. (Eds.). *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. New York: Cambridge University Press, 2008, p. 395–416.

Schuettpelz, E. e Pryer, K. M. "Evidence for a Cenozoic radiation of ferns in an angiosperm-dominated canopy". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106 (27), p. 11200–11205.

Sheffield, E. "Alternation of generations". In Ranker, T. A. e Haufler, C. H. (Eds.). *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. New York: Cambridge University Press, 2008, p. 49–74.

Smith, A. R. et al. "A classification for extant ferns". *Taxon*, 2006, 55 (3), p. 705–731.

Sousa, F. et al. "The mitochondrial phylogeny of land plants shows support for Setaphyta under composition-heterogeneous substitution models". *PeerJ*, 2020, 8, e8995.

Springer, M. S. et al. Evolutionary Models for the Diversification of Placental Mammals Across the KPg Boundary. Frontiers in Genetics, 2019, 10, 1241. https://doi.org/10.3389/fgene.2019.01241.

Su, D. et al. Large-Scale Phylogenomic Analyses Reveal the Monophyly of Bryophytes and Neoproterozoic Origin of Land Plants. Molecular Biology and Evolution, 2021, 38 (8), p. 3332–3344. https://doi.org/10.1093/molbev/msab106.

Sundue, M. A.; et al. Global phylogeny and biogeography of grammitid ferns (Polypodiaceae) Molecular Phylogenetics and Evolution, 2014, 81, pp. 195–206. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.08.017.

Sundue, M. A. et al. "Morphological innovation, ecological opportunity, and the radiation of a major vascular epiphyte lineage". *Evolution*, 2015, 69 (9), p. 2482–2495.

Taylor, W. C. e Hickey, R. J. "Habitat, evolution and speciation in *Isoetes*". *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1992, 79 (3), p. 613–622.

Testo, W. e Sundue, M. A. "4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2016, 105, p. 200–211.

Testo, W. et al. "Overcoming among-lineage rate heterogeneity to infer the divergence times and biogeography of the clubmoss family Lycopodiaceae". *Journal of Biogeography*, 2018, p. 1–13.

Thomas, B. A. "Paleozoic herbaceous lycopsids and the beginnings of extant *Lycopodium* sens. lat. and *Selaginella* sens. lat." *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1992, 79 (3), p. 623–631.

Vasco, A. et al. "The evolution, morphology, and development of fern leaves". *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4, a345.

Vasco, A. et al. "Challenging the paradigms of leaf evolution: Class III HD-Zips in ferns and lycophytes". *New Phytologist*, 2016, 212, p. 745–758.

Wang, T.; et al. Untying the Gordian knot of plastid phylogenomic conflict: A case from ferns. Frontiers in Plant Science, 2022, 13, 918155. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.918155.

Wikström, N. e Kenrick, P. "Evolution of Lycopodiaceae (Lycopsida): estimating divergence times from *rbc*L gene sequences by use of nonparametric rate smoothing". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2001, 19 (2), p. 177–186.

Wikström, N. et al. "Epiphytism and terrestrialization in tropical *Huperzia* (Lycopodiaceae)". *Plant Systematics and Evolution*, 1999, 218, p. 221–243.

Fonte: V.A.O. Dittrich.

Capítulo 5
Sinopse das famílias e gêneros de samambaias e licófitas do Brasil

Alexandre Salino
Thaís Elias Almeida
Vinícius Antonio de Oliveira Dittrich
Luiz Armando de Araújo Góes-Neto
André Luís de Gasper

1. Introdução

As licófitas e samambaias constituem dois grupos monofiléticos de plantas vasculares sem sementes, que estavam anteriormente incluídas em um único grupo parafilético denominado pteridófitas (Pryer et al., 2001; Qiu et al., 2006; capítulo 4 deste livro). Ao longo dos últimos 20 anos, foram publicados diversos trabalhos utilizando ferramentas moleculares para inferir as relações filogenéticas dos diferentes grupos de licófitas e samambaias, o que permitiu ampliar significativamente o conhecimento atualmente disponível sobre a evolução desses grupos, desencadeando grandes modificações nas classificações deles. A mais recente proposta surgiu por meio de um trabalho colaborativo. Esse trabalho teve início em meados de 2015, quando foi criado um grupo de trabalho internacional com a participação de mais de 90 pesquisadores, o Pteridophyte Phylogeny Group (PPG), com a tarefa de propor uma nova classificação para as licófitas e as samambaias baseada nos dados mais recentes sobre filogenia e taxonomia desses grupos. Essa nova classificação (PPG I, 2016) baseou-se em um consenso entre os especialistas e reconhece tanto os táxons, que são comprovadamente monofiléticos (baseado em publicações ou resultados inéditos), quanto aqueles para os quais ainda não há dados de monofiletismo disponível, mas que são morfologicamente bem caracterizados.

Com base em PPG I (2016), foi organizado o texto a seguir, em português, contendo uma sinopse taxonômica, até o nível de gênero, dos táxons de licófitas e samambaias ocorrentes no Brasil, para servir de referência básica para estudantes de graduação e de pós-graduação de diversos cursos da área biológica, interessados na identificação dos referidos grupos. Com exceção da organização em duas classes, as famílias são apresentadas em ordem alfabética.

Além disso, o Flora e Funga do Brasil (2023) está produzindo tratamentos para todas as famílias de plantas, sendo realizado com a participação de muitos especialistas. As monografias (BGF, 2021) estão disponibilizadas no formato pdf em http://dspace.jbrj.gov.br/jspui/handle/doc/126. Entretanto, elas continuam sendo atualizadas on-line. Com isso, o conteúdo disponibilizado pelo Projeto constitui uma importante ferramenta para identificação de gêneros e espécies de samambaias e licófitas ocorrentes no Brasil, com chaves de identificação e descrições. Também é possível contar com publicações mais antigas sobre taxonomia de licófitas e samambaias, que ainda são muito úteis para a identificação de várias famílias, gêneros e espécies e que deverão ainda ser referências importantes por muito tempo. Nesse contexto, há algumas obras mais amplas sobre classificação e úteis para identificação de famílias e gêneros, como Tryon e Tryon (1982) e Kramer e Green (1990). Também há muitas monografias de floras de diversos países que podem auxiliar significativamente na identificação, como as existentes para o México (Mickel e Smith, 2004); a Mesoamérica (Moran e Riba, 1995); Planalto das Guianas na Venezuela (Smith, 1995), Guianas (Cremers e Kramer, 1991; 1993a,b; Cremers et al., 1993; Lellinger, 1991; 1994; Smith, 1993), Suriname (Kramer, 1978), Equador (Østergaard Andersen e Øllgaard, 2001; Øllgaard, 1988; 1990; 2001a,b,c,d; Smith, 1983; Stolze, 1986; Stolze et al., 1994; Tryon, 1986; Tuomisto e Moran, 2001), Peru (Tryon e Stolze 1989a,b,c; 1991; 1993; 1994), Bolívia (Kessler e Smith, 2017a,b,c,d,e,f,g,h,i,j,k; Kessler e Smith, 2018a,b,c,d,e,f,g,h,i,j,k,l,m; Kessler et al., 2017; 2018; Lehnert e Kessler, 2018a,b; Øllgaard, 2018; Smith e Kessler, 2017a,b,c,d; 2018a,b,c,d; Smith et al., 2018; Schwartsburd et al., 2017) e Argentina (Arana, 2016a,b,c,d,e,f,g; Arana e Mynssen, 2016a,b,c; Arana e Ponce, 2016a,b; Giacosa, 2016a,b,c,d; Larsen e Ponce, 2016; Macluf, 2016; Marquez, 2016; Marquez e Ponce, 2016; Marquez e Terraza, 2016; Martinez e Ponce, 2016; Ponce, 2016; Ponce e Arana, 2016a,b,c,d; Meza Torres, 2016; Yañez e Arana, 2016a,b; Yañez e Ponce, 2016). Como referências importantes para caracterização e classificação da maior parte das famílias, algumas obras são relevantes, como Smith et al. (2006), Rothfels et al. (2012) e PPG

I (2016). As referências mais atuais e específicas para identificação de gêneros e espécies são indicadas no tratamento de cada família neste texto.

A sinopse está organizada em duas classes tratadas separadamente: Lycopodiopsida (licófitas) e Polypodiopsida (samambaias). Para cada classe, são apresentados comentários sobre diversidade e ocorrência, bem como chaves de identificação das famílias. Para cada família, foram elaboradas descrições breves, chaves e lista de gêneros com os respectivos números de espécies no mundo e no Brasil, assim como informações sobre diversidade, os principais ambientes de ocorrência e as referências bibliográficas mais abrangentes e úteis para identificação de gêneros e espécies.

As diagnoses das famílias e as chaves de identificação foram feitas para contemplar os gêneros e as espécies ocorrentes no Brasil. Nos quadros com os gêneros nativos, os dados sobre os números de táxons no mundo e no Brasil, na maioria dos casos, seguem PPG I (2016) e Samambaias e Licófitas (2023), respectivamente, com exceção dos dados para o Brasil de *Serpocaulon* (Sanín, 2020) ou quando indicado. Além disso, optou-se por adotar *Gymnosphaera* (Cyatheaceae), que ainda não está incluído em Samambaias e Licófitas (2023). Para esclarecimentos sobre os termos morfológicos usados nas chaves e nas descrições, recomendamos consultar o glossário de pteridologia de Lellinger (2002), bem como o capítulo de morfologia do esporófito (capítulo 2 deste livro).

2. Classe Lycopodiopsida

As licófitas constituem o grupo mais antigo de plantas vasculares, sendo reconhecido como o grupo irmão das eufilófitas (samambaias + espermatófitas; Pryer et al., 2001; 2004). São caracterizadas pelas folhas do tipo microfilos, pelos esporângios com deiscência distal completa, presentes na axila adaxial dos esporofilos e pelo protoxilema caulinar exarco. São plantas homosporadas ou heterosporadas, com os microfilos isófilos dispostos em espiral ou formando verticilos, ou ainda heterófilos dispostos em fileiras. As licófitas estão enquadradas no PPG I (2016) como uma classe (Lycopodiopsida) dividida em três ordens e três famílias. Estão representadas no mundo por cerca de 1.338 espécies distribuídas em 18 gêneros (PPG I, 2016), sendo que, no Brasil, ocorrem 188 espécies em 11 gêneros (Samambaias e Licófitas, 2023).

Chave de identificação para as famílias de licófitas

1a. Microfilos em corte transversal com quatro câmaras aéreas; esporângios fundidos com a base do microfilo; plantas heterosporadas, com lígula	***Isoëtaceae***
1b. Microfilos em corte transversal sem câmaras aéreas; esporângios não fundidos com a base do microfilo; plantas homosporadas, sem lígula, ou heterosporadas, com lígula	**2**
2a. Microfilos estéreis monomorfos, dispostos espiraladamente, sem lígula; plantas homosporadas	***Lycopodiaceae***
2b. Microfilos estéreis (exceto *Selaginella sellowii*) dimorfos, dispostos em quatro fileiras, com lígula; plantas heterosporadas	***Selaginellaceae***

2.1. Isoëtaceae

Plantas aquáticas anfíbias ou sazonalmente terrícolas. Cormos bilobados ou tetralobados. Raízes dicotomicamente divididas. Microfilos filiformes, lineares ou triangulares; eretos ou ascendentes, retos ou flexuosos, com quatro câmaras aéreas; alas membranáceas ou cartáceas presentes apenas na porção proximal ou sobre toda a extensão do microfilo; súbulas presentes ou ausentes. Velos rudimentares a ausentes, incompletos ou completos. Lígulas hialinas ou castanho-escuras, ovais a cordadas. Lábios rudimentares ou bem desenvolvidos. Esporângios basais ou suprabasais, arredondados, ovais ou elípticos, fundidos à base do microfilo. Esporos heterosporados; megásporos triletes, micrósporos monoletes.

Família monofilética, monogenérica, com cerca de 250 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição cosmopolita, com a maioria das espécies ocorrendo nas zonas temperadas e tropicais da América do Sul (Hickey et al., 2003). No Brasil, até o momento, são conhecidas 29 espécies (Pereira, 2023), ocorrendo nos domínios do Cerrado, Amazônia e Floresta Atlântica, em riachos, lagoas naturais permanentes ou sazonais, bem como em campos permanentemente ou sazonalmente alagados (figuras 1 A-B).

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Isoëtes	250	29

Literatura para identificar o gênero e as espécies ocorrentes no Brasil

Fuchs-Eckert, H. P. "Isoetáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1986, p. 1–42.

Hickey, R. J. et al. "*Isoetes maxima*, a new species from Brazil". *American Fern Journal*, 2009, 99, p. 194–199.

Pereira, J.B.S. "Isoetaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91270>. Acesso em: 20 jan. 2023.

Pereira, J. B. S. e Labiak, P. H. "A new species of *Isoetes* with tuberculate spores from Southeastern Brazil (Isoetaceae)". *Systematic Botany*, 2013, 38, p. 869–874.

Pereira, J. B. S. et al. "*Isoetes mourabaptistae*, a new species from Southern Brazil". *American Fern Journal*, 2012, 102, p. 174–180.

Pereira, J. B. S. et al. "Two new species of *Isoetes* (Isoetaceae) from northern Brazil". *Phytotaxa*, 2016, 272, p. 141–148.

Windisch, P. G. et al. "*Isoetes naipiana* (Isoetaceae), a new species from southern Brazil". *Willdenowia*, 2014**,** 44, p. 393–398.

2.2. Lycopodiaceae

Plantas terrícolas, epífitas ou rupícolas. Caule dicotomicamente ramificado, raramente com ramos laterais; ereto ou pêndulo. Microfilos dispostos em espiral, em verticilos irregulares ou decussados; homófilos ou heterófilos, isófilos ou anisófilos. Esporofilos semelhantes aos microfilos estéreis ou modificados formando estróbilos. Esporângios curto-pedunculados, reniformes a subglobosos, com deiscência bivalvar, isovalvar ou anisovalvar, localizados na axila adaxial dos esporofilos. Esporos homosporados, triletes.

Família monofilética, com três subfamílias, 16 gêneros e cerca de 388 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição cosmopolita, com a maioria das espécies ocorrendo nos Neotrópicos (Øllgaard, 1990). No Brasil, até o momento, são conhecidas 62 espécies (Windisch et al., 2023), que ocorrem em todo o país, principalmente em formações campestres e florestais da Floresta Atlântica e do Cerrado (figuras 1 C-F, 2 A-C).

Chave para identificação dos gêneros de Lycopodiaceae ocorrentes no Brasil

1a. Caule ramificado isotomicamente em toda a extensão, sem caule principal alongado e de crescimento indeterminado (com ramos reptantes e eretos, diferenciados em *Huperzia*); raízes geralmente formando um tufo basal; esporofilos e folhas vegetativas semelhantes ou esporofilos, se menores, persistentes e verdes após dispersão dos esporos, não subpeltados e efêmeros; esporos foveolado-fossulados	**2**
1b. Caule ramificado anisotomicamente em toda a extensão, os ramos diferenciados em caules principais alongados, de crescimento indeterminado, rizomatosos, ou reptantes, longo escandentes e geralmente em sistemas de râmulos determinados; esporofilos profundamente modificados, efêmeros, diferentes das folhas vegetativas, peltados ou subpeltados, agregados em estróbilos terminais compactos; esporos reticulados ou rugosos	**3**
2a. Plantas terrícolas, ascendentes a eretas; caule com ramificações gemíferas	***Huperzia***
2b. Plantas terrícolas, rupícolas ou epífitas, eretas ou pendentes; caule sem ramificações gemíferas	***Phlegmariurus***
3a. Estróbilos eretos, sésseis ou pedunculados, formados em sistemas de râmulos, que partem dorsolateralmente do caule principal; esporos reticulados	**4**
3b. Estróbilos pendentes ou eretos e terminando em ramos simples ou até duas vezes furcados, que partem dorsalmente do caule reptante; esporos rugosos	**7**
4a. Eixos folhosos do caule cilíndricos e isófilos	**5**
4b. Eixos folhosos do caule achatados e dorsiventrais, anisófilos, com folhas dimorfas ou trimorfas	**6**
5a. Ápices das folhas membranosos, terminando em forma de um cabelo incolor; esporofilos subpeltados	***Lycopodium***
5b. Ápices das folhas sempre verdes, não membranosos e de várias formas, mas nunca em forma de cabelo; esporofilos peltados	***Austrolycopodium***

6a. Folhas dorsolaterais alternadas, muito maiores que as folhas ventrais, que são parcialmente membranosas	***Diphasium***
6b. Folhas decussadas, com grandes folhas laterais e folhas dorsais e ventrais estreitas e menores	***Diphasiastrum***
7a. Estróbilos geralmente pendentes (ereto em *Palhinhaea bradei*) nas extremidades de sistemas de râmulos amplamente ramificados, que são suportados em um ramo principal ereto, que é semelhante a uma árvore; esporângios quase encerrados em cavidades formadas pelo córtex do estróbilo e bases membranosas coalescentes de esporofilos adjacentes	***Palhinhaea***
7b. Estróbilos eretos dispostos nas extremidades de ramos eretos, simples ou bifurcados, que surgem dorsalmente do ramo reptante; esporângios fechados e ocultos por esporofilos livres ou livres e sem ocultar os esporângios	**8**
8a. Esporângios isovalvados; esporofilos dispostos em espirais alternadas de 2 a 5, formando 4 a 10 fileiras longitudinais; esporângios visíveis entre os esporofilos	***Pseudolycopodiella***
8b. Esporângios anisovalvados; esporofilos dispostos em espirais alternadas de 5 ou mais, formando 10 ou mais fileiras longitudinais; esporângios escondidos por esporofilos até a deiscência	***Lycopodiella***

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Austrolycopodium	08	01
Diphasiastrum	20	02
Diphasium	05	01
Huperzia	25	01
Lycopodiella	15	04
Lycopodium	15	01
Palhinhaea	25	06
Phlegmariurus	250	39
Pseudolycopodiella	10	07

Literatura para identificar os gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Assis, E. L. M. e Labiak, P. H. "Lycophyta da borda oeste do Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2009, 23, p. 703–712.

Freitas, C. A. A. e Windisch, P. G. "Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta – Lycopodiaceae". *Rodriguésia*, 2005, 56, p. 67–68.

Góes-Neto, L. A. A. et al. "Licófitas (Lycopodiophyta) do Corredor de Biodiversidade do Norte do Pará, Brasil". *Rodriguésia*, 2015, 66, p. 229–244.

Øllgaard, B. "Nomenclatural changes in Brazilian Lycopodiaceae". *Rodriguésia*, 2012, 63, p. 479–482.

Øllgaard, B. e Windisch, P. G. "Sinopse das Licopodiáceas do Brasil". *Bradea*, 1987, 5, p. 1–43.

Øllgaard, B. e Windisch, P. G. "Lycopodiaceae in Brazil. Conspectus of the family I. The genera *Lycopodium*, *Austrolycopodium*, *Diphasium*, and *Diphasiastrum*". *Rodriguésia*, 2014, 65, p. 261–277.

Øllgaard, B. e Windisch, P. G. "Lycopodiaceae in Brazil. Conspectus of the family II. The genera *Lycopodiella*, *Palhinhaea*, and *Pseudolycopodiella*". *Rodriguésia*, 2016, 67, p. 691–719.

Øllgaard, B. e Windisch, P. G. "Lycopodiaceae in Brazil. Conspectus of the family III. The genera *Huperzia* and *Phlegmariurus*". *Rodriguésia*, 2019, 70, e01932017.

Prado, J. e Hirai, R. Y. "Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Pteridophyta: 13. Lycopodiaceae e 20. Selaginellaceae". *Hoehnea*, 2008, 35, p. 543–552.

Ramos, C. G. V. e Sylvestre, L. "Lycopodiaceae no Parque Nacional do Itatiaia, RJ e MG, Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2010, 24, p. 25–46.

Windisch, P.G. et al. "Lycopodiaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91370>. Acesso em: 20 jan. 2023.

2.3. Selaginellaceae

Plantas terrícolas ou rupícolas, raramente epífitas. Caule articulado ou não; ramificado, por vezes dicotômico; prostrado, reptante, ascendente ou completamente ereto, por vezes em roseta, raramente escandente. Rizóforos dorsais, ventrais, axilares ou menos comumente laterais. Microfilos isófilos dispostos em espiral ou mais comumente anisófilos dispostos em quatro fileiras, cada um destes portando uma lígula diminuta. Esporângios sésseis, reniformes. Estróbilos geralmente terminais nos ápices dos ramos. Esporofilos monomórficos a dimórficos, espiralados ou mais comumente em quatro fileiras. Esporos heterosporados, triletes.

Família monofilética, monogenérica, com cerca de 700-800 espécies (PPG I, 2016; Zhou e Zhang, 2015). Apresenta distribuição cosmopolita, com a maioria das espécies ocorrendo nas zonas tropicais e, algumas, nas zonas ártico-alpinas, em ambos os hemisférios (Banks, 2009; Mickel et al., 2004; Setyawan, 2011).

No Brasil, até o momento, são conhecidas 97 espécies (Góes-Neto et al., 2023), distribuídas por todo o país, mas principalmente em formações florestais da região amazônica e Floresta Atlântica, comumente associadas a ambientes úmidos e sombreados, como paredões, barrancos e rochas próximas a córregos e cachoeiras (figura 2 D).

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Selaginella	700	97

Literatura para identificar o gênero e as espécies ocorrentes no Brasil

Alston, A. H. G. "The Brazilian species of *Selaginella*". *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, 1936, 40*:* 303–319.

Alston, A. H. G. et al. "The genus *Selaginella* in tropical South America". *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botany*, 1981, 9, p. 233–330.

Assis, E. L. M. e Labiak, P. H. "Lycophyta da borda oeste do Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2009, 23*,* p. 703–712.

Góes-Neto, L. A. A. *Estudos taxonômicos em Selaginellaceae Willk. (Lycopodiophyta) no Brasil* (Tese). Universidade Federal de Minas Gerais, 2016.

Góes-Neto, L. A. A. e Salino, A. "*Selaginella kriegeriana* (Selaginellaceae-Lycopodiopsida), an endemic new species from Brazil with notes about the genus in Caparaó National Park". *Systematic Botany*, 2018, 43, p. 920–929.

Góes-Neto, L. A. A. et al. "Licófitas (Lycopodiophyta) do Corredor de Biodiversidade do Norte do Pará, Brasil". *Rodriguésia*, 2015, 66, p. 229–244.

Góes-Neto, L. A. A. et al. "Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Selaginellaceae". *Rodriguésia*, 2016, 67, p. 1177–1180.

Góes Neto, L.A.A. et al. "Selaginellaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB92047>. Acesso em: 20 jan. 2023.

Heringer, G. et al. "*Selaginella* P. Beauv. from Minas Gerais, Brazil". *Acta Botanica Brasilica*, 2016, 30, p. 60–77.

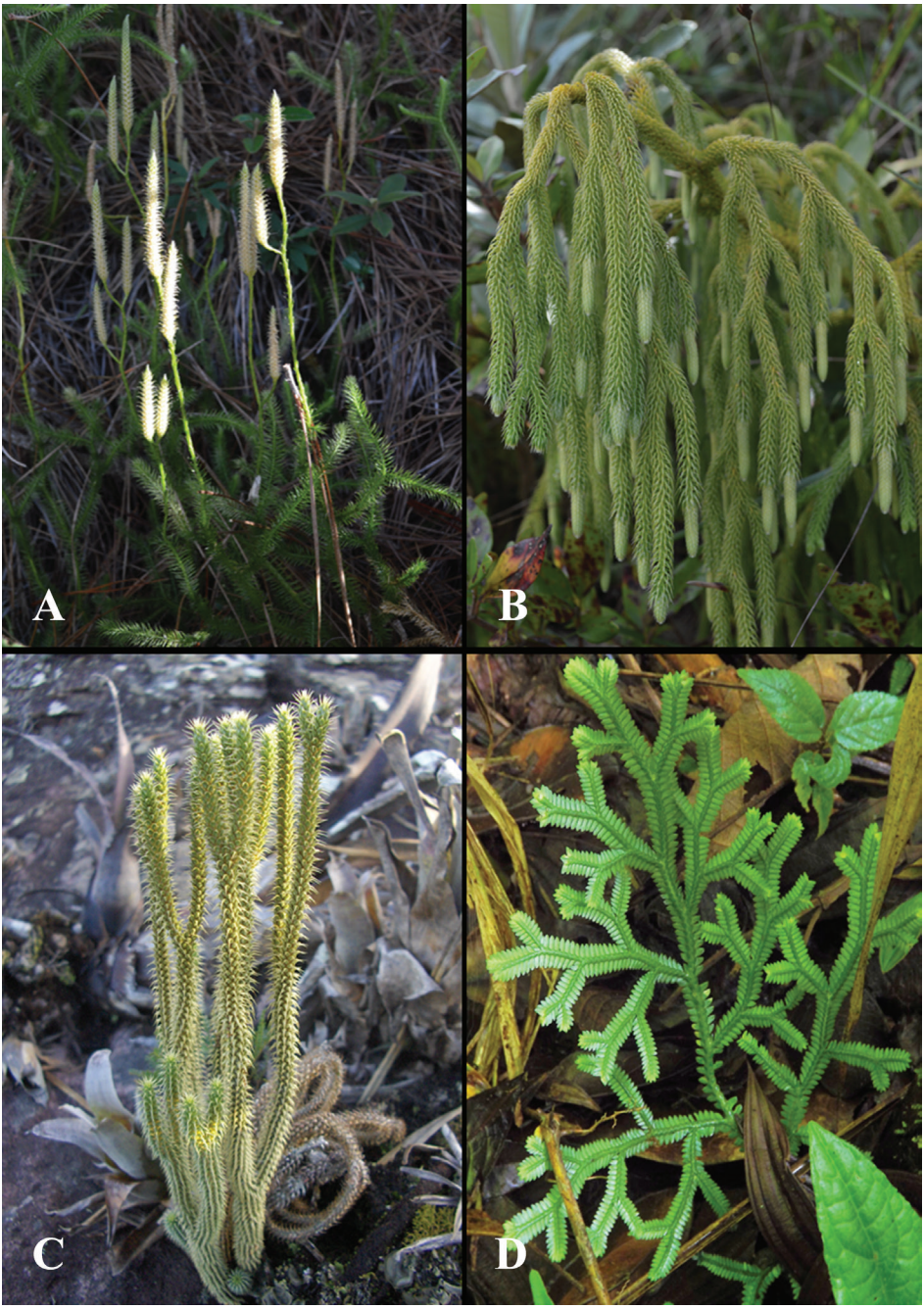
Hirai, R. Y. e Prado, J. "Selaginellaceae Willk. no Estado de São Paulo, Brasil". *Revista Brasileira de Botânica*, 2000, 23, p. 313–339.

Prado, J. e Freitas, C. A. A. "Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta –Selaginellaceae". *Rodriguésia*, 2005, 56*,* p. 98–102.

Figura 1: A – *Isoëtes* sp.; B – *Isoëtes* sp.; C – *Austrolycopodium erectum* (Philippi) Holub; D – *Diphasiastrum thyoides* (Willd.) Holub; E – *Diphasiastrum thyoides*, detalhe dos estróbilos; F – *Lycopodiella geometra* B.Øllg. & P.G.Windisch

Fonte: A, C, E: Salino; B, D: Góes-Neto; F: Dittrich.

Figura 2: A – *Lycopodium clavatum* L.; B – *Palhinhaea eichleri* (Fée) Holub; C – *Phlegmariurus mooreanus (*Baker) B.Øllg.; D – *Selaginella flexuosa* Spring



Fonte: A, B, C: Dittrich; D: Góes-Neto.

3. Classe Polypodiopsida

Esta classe, conhecida popularmente no Brasil como samambaias, xaxins, avencas ou fetos, inclui as cavalinhas e o gênero *Psilotum*. Forma o maior grupo de plantas vasculares sem sementes, sendo consideradas o grupo irmão das espermatófitas (Pryer et al., 2004). Na classificação de PPG I (2016), a classe está dividida em quatro subclasses e 11 ordens: Subclasse Equisetidae (Ordem Equisetales), Subclasse Ophioglossidae (Ophioglossales e Psilotales), Subclasse Marattiidae (Marattiales) e Subclasse Polypodiidae (Osmundales, Hymenophyllales, Gleicheniales, Schizaeales, Salviniales, Cyatheales e Polypodiales). As samambaias estão representadas no mundo por cerca de 10.578 espécies distribuídas em 319 gêneros e 48 famílias (PPG I, 2016). No Brasil, com base na Samambaias e Licófitas (2023), as samambaias estão representadas por 1.222 espécies distribuídas em 152 gêneros e 36 famílias.

Chave de identificação para as famílias de samambaias ocorrentes no Brasil

1a. Caule aéreo articulado e verde, formado por nós e entrenós, sendo os últimos ocos; esporângios dispostos em esporangióforos; esporos verdes com elatérios	**Equisetaceae**
1b. Caule aéreo não articulado e, quando verde, nunca articulado e oco; esporângios dispostos em sinângios ou soros; esporos sem elatérios	**2**
2a. Caule sem raízes e dicotomicamente ramificado; "frondes" escamiformes e sem nervuras; 2-3 esporângios reunidos em sinângios dispostos sobre um apêndice caulinar dicotômico	**Psilotaceae**
2b. Caule com raízes (ausentes em parte das espécies aquáticas) e ramificado de várias maneiras; frondes de várias formas e com nervuras; esporângios formando soro ou em sinângios com muitos esporângios	**3**
3a. Plantas aquáticas (flutuantes ou fixas) e heterosporadas; soros em esporocarpos ou fixos nas frondes submersas e envoltos por um indúsio globoso	**4**

3b. Plantas terrícolas, rupícolas ou epífitas, raramente aquáticas e fixas, homosporadas; soros com ou sem indúsio, se indúsio globoso presente, então as plantas terrícolas e soros não em frondes submersas	**5**
4a. Frondes com um ou dois pares de pinas opostas (forma de trevo), ou pinas ausentes em *Pilularia*, longamente pecioladas; plantas enraizadas no substrato, latescentes em *Regnellidium*; soros em esporocarpos alongados e endurecidos	**Marsileaceae**
4b. Frondes simples, inteiras, arredondadas, oblongas ou ovadas, sésseis a curto-pecioladas; plantas aquáticas flutuantes, nunca latescentes; soros fixos nas frondes submersas e com indúsio globoso	**Salviniaceae**
5a. Esporângios sem ânulo, unidos lateralmente em um sinângio	**6**
5b. Esporângios com ânulo (rudimentar em Osmundaceae), livres	**7**
6a. Sinângios na face abaxial da lâmina	**Marattiaceae**
6b. Sinângios em uma porção fértil oposta à porção estéril da lâmina	**Ophioglossaceae**
7a. Esporângios sésseis ou subsésseis, raramente pedicelados; ânulo lateral, apical ou oblíquo, não interrompido pelo pedicelo	**8**
7b. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo	**19**
8a. Ânulo lateral rudimentar formado por um grupo circular de células levemente diferenciadas; caule completamente coberto pelas bases de pecíolos expandidas; esporos verdes	**Osmundaceae**
8b. Ânulo apical ou oblíquo, bem diferenciado; caule de vários tipos, porém não como descrito acima; esporos verdes ou não	**9**
9a. Esporângios piriformes com ânulo apical	**10**

9b. Esporângios globosos ou levemente angulosos, ou ainda quase quadrados, ânulo oblíquo	**12**
10a. Plantas terrícolas; frondes trepadeiras com crescimento indeterminado	**Lygodiaceae**
10b. Plantas terrícolas ou rupícolas, raramente epífitas; frondes com crescimento determinado e nunca trepadeiras	**11**
11a. Frondes pinatífidas a 4-pinadas, raramente inteiras; esporângios localizados em um par de pinas basais (raramente apenas uma pina) fortemente modificado e semelhante a uma espiga ou "panícula", ou ainda frondes estéreis e férteis dimorfas	**Anemiaceae**
11b. Frondes inteiras, lineares ou em forma de leque; esporângios localizados em segmentos modificados no ápice e margem da lâmina	**Schizaeaceae**
12a. Soros marginais	**13**
12b. Soros abaxiais, podendo ser submarginais	**15**
13a. Lâmina geralmente com 1 ou 2 camadas de células em espessura, translúcida e membranácea, sem estômatos; plantas, terrícolas, rupícolas ou epífitas; soros sem paráfises	**Hymenophyllaceae**
13b. Lâmina com várias camadas de células em espessura, opacas, papiráceas a coriáceas, com estômatos; plantas terrícolas; soros com paráfises	**14**
14a. Caule ereto; frondes 2-pinado-pinatífidas	**Dicksoniaceae**
14b. Caule decumbente; frondes mais de 4-pinadas na base	**Culcitaceae**
15a. Frondes com ramificações bifurcadas, com gemas nas bifurcações; esporângios 3-10 por soro; caule longo-reptante	**Gleicheniaceae**
15b. Frondes com padrão pinado e não com ramos bifurcados; esporângios 30-150 por soro; caule ereto (muitas vezes arborescente) ou decumbente	**16**

16a. Caule e frondes sem indumento evidente; frondes fortemente dimorfas	**Plagiogyriaceae**
16b. Caule e frondes com evidentes tricomas e/ou escamas; frondes monomorfas ou levemente dimorfas	**17**
17a. Caule e pecíolo escamosos, com ou sem tricomas; plantas geralmente arborescentes	**Cyatheaceae**
17b. Caule e pecíolo sem escamas, apenas com tricomas; plantas nunca arborescentes	**18**
18a. Frondes 2-3-pinado-pinatífidas, glaucas na face abaxial; Sudeste e Sul do Brasil , Chapada Diamantina (BA)	**Dicksoniaceae**
18b. Frondes 1-pinadas, verdes na face abaxial; região Amazônica e sul da Bahia	**Metaxyaceae**
19a. Pecíolo articulado com o caule (articulação visível através de uma cicatriz nítida após queda da fronde ou a presença de filopódio); soros geralmente arredondados a lineares e sem indúsio; esporos monoletes e geralmente amarelos	**Polypodiaceae**
19b. Pecíolo contínuo (não articulado) com o caule, se articulado, então os esporângios revestindo toda a face abaxial (soro acrosticoide) de uma fronde inteira ou ainda com soros arredondados e com indúsio; soros de várias formas, com ou sem indúsio; esporos monoletes ou triletes, de cores variadas	**20**
20a. Esporos verdes (clorofilados) e triletes; indúsio ausente	**Polypodiaceae**
20b. Esporos de outras cores (aclorofilados), triletes ou monoletes; se esporos verdes, então as frondes são dimorfas e os soros lineares e adjacentes à nervura central da pina, com indúsio; indúsio presente ou ausente	**21**
21a. Escamas do caule clatradas; se pecíolo com dois feixes vasculares curvos na base, então as extremidades dos feixes voltadas para fora	**22**

21b. Escamas do caule não clatradas; se clatradas com pecíolo com dois feixes vasculares curvos na base, então as extremidades dos feixes voltadas para dentro, ou ainda caule apenas com tricomas	**23**
22a. Indúsio verdadeiro ausente; frondes bifurcadas ou inteiras; esporos triletes ou monoletes	**Pteridaceae**
22b. Indúsio verdadeiro presente; frondes inteiras ou mais divididas; esporos monoletes	**Aspleniaceae**
23a. Esporos triletes, se monoletes, então os soros são marginais	**24**
23b. Esporos monoletes e soros abaxiais	**28**
24a. Caule apenas com tricomas e soros sem indúsio, ou caule com escamas e soros com indúsio marginal	**Pteridaceae**
24b. Caule apenas com tricomas e soro com indúsio, ou caule com escamas e soros com indúsio abaxial	**25**
25a. Pinas, pínulas ou segmentos dimidiados	**Lindsaeaceae**
25b. Pinas, pínulas ou segmentos nunca dimidiados	**26**
26a. Dois feixes vasculares na base do pecíolo	**Lindsaeaceae**
26b. Um ou mais de dois feixes vasculares na base do pecíolo	**27**
27a. Caule curto a longo-reptante; esporos triletes ou monoletes	**Dennstaedtiaceae**
27b. Caule ereto ou decumbente, esporos triletes	**Saccolomataceae**
28a. Soros alongados (lineares), adjacentes e paralelos ao eixo central (geralmente à costa) do segmento e com indúsio	**Blechnaceae**
28b. Soros arredondados ou, se alongados, não paralelos nem adjacentes ao eixo central do segmento, ou soros marginais, ou ainda soros acrosticoides, com ou sem indúsio	**29**
29a. Base do pecíolo com dois feixes vasculares, às vezes unindo-se distalmente e formando apenas um feixe	**30**

29b. Base do pecíolo com um, três ou mais feixes vasculares	**35**
30a. Soros alongados, geralmente lineares e sempre com indúsio	**31**
30b. Soros circulares a oblongos, com ou sem indúsio, se lineares, então sem indúsio	**33**
31a. Nervuras unidas por uma nervura submarginal; frondes 1-pinadas	**32**
31b. Nervuras livres, sem nervura submarginal; frondes inteiras a 4-pinadas	**Athyriaceae**
32a. Nervuras simples ou bifurcadas	**Desmophlebiaceae**
32b. Nervuras anastomosadas, com aréolas longas próximas à costa e aréolas curtas próximas às margens	**Hemidictyaceae**
33a. Soros totalmente envolvidos por um indúsio globoso, que se abre em segmentos, ou parcialmente envolvidos por um indúsio escamiforme e basifixo	**34**
33b. Soros com indúsio reniforme ou orbicular fixo pelo enseio, raramente espatulado, ou ainda sem indúsio	**Thelypteridaceae**
34a. Soros totalmente envolvidos por um indúsio globoso, que se abre em forma de segmentos	**Woodsiaceae**
34b. Soros parcialmente envolvidos por um indúsio escamiforme e basifixo	**Cystopteridaceae**
35a. Frondes dimorfas; soros geralmente acrosticoides ou formando cenosoros	**36**
35b. Frondes monomorfas; soros de várias formas, mas nunca acrosticoides ou formando cenosoros	**37**
36a. Frondes 1-pinadas com ápice conforme; pinas inteiras e articuladas com a raque; nervuras livres	**Lomariopsidaceae**
36b. Frondes inteiras a 4-pinadas com ápice geralmente confluente e pinatífido, raramente conforme; pinas não articuladas com a raque; nervuras livres ou anastomosadas	**Dryopteridaceae**
37a. Frondes simples e inteiras	**38**

37b. Frondes pinatífidas ou mais divididas	**39**
38a. Frondes articuladas a um filopódio; escamas do caule peltadas	**Oleandraceae**
38b. Frondes não articuladas ao caule; escamas do caule basifixas	**Lomariopsidaceae**
39a. Pinas articuladas com a raque; frondes 1-pinadas	**40**
39b. Pinas não articuladas com a raque; frondes pinatífidas ou mais divididas	**41**
40a. Soros dispostos em 2-3 fileiras entre a costa e a margem da pina; indúsio peltado; eixos com tricomas catenados; hidatódios ausentes	**Lomariopsidaceae**
40b. Soros dispostos em 1 fileira entre a costa e a margem da pina; indúsio fixo pelo enseio; eixos sem tricomas catenados; hidatódios presentes.	**Nephrolepidaceae**
41a. Soros alongados com indúsio peltado; lâmina 2-pinada com pínulas dimidiadas	**Didymochlaenaceae**
41b. Soros circulares com ou sem indúsio; frondes 1-pinadas ou mais divididas e pínulas ou segmentos não dimidiados	**42**
42a. Nervuras anastomosadas	**43**
42b. Nervuras livres	**44**
43a. Frondes 1-pinadas a 2-pinado-pinatífidas; pina basal no lado basioscópico com um lobo ou pínula prolongados; raque e costa adaxialmente não sulcadas, se sulcadas, os sulcos não decorrentes com o próximo eixo	**Tectariaceae**
43b. Frondes 1-pinadas a 1-pinado-pinatífidas (raramente simples); pina basal sem lobos basioscópicos prolongados; raque e costa adaxialmente sulcadas com os sulcos decorrentes com o próximo eixo	**Dryopteridaceae**
44a. Caule longo-reptante	**Tectariaceae**
44b. Caule decumbente a ereto, ou curto-reptante	**Dryopteridaceae**

3.1. Anemiaceae

Plantas terrícolas ou rupícolas. Caule decumbente a reptante, raro ereto, coberto por longos tricomas. Frondes hemidimorfas com um par de pinas férteis (raramente uma pina) na base da lâmina, ou dimorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina 1-4-pinada (raro inteira ou pinatífida), subglabra a muito pilosa. Nervuras livres, bifurcadas, ou raramente anastomosadas. Soros dispostos ao longo dos segmentos das pinas basais (frondes hemidimorfas) ou em todos os segmentos de uma fronde fértil (frondes dimorfas). Esporângios sésseis a curto-pedicelados com ânulo apical ou subapical. Esporos triletes.

Família monofilética com um único gênero e 115 espécies (Labiak et al., 2015; PPG I, 2016; Smith et al., 2006). Possui distribuição nos Neotrópicos, África, Madagascar e Índia. No Brasil ocorrem 65 espécies (Labiak, 2023), principalmente em ambientes abertos, com a maior diversidade na região sudeste, especialmente no domínio do Cerrado (figura 3 A).

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Anemia	115	65

Literatura para identificar o gênero e as espécies ocorrentes no Brasil

Labiak, P. H. *Anemiaceae in* Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB90588>. Acesso em: 17 jan. 2023.

Mickel, J. T. "*Anemia* (Anemiaceae)". *Flora Neotropica*, 2016, 118, p. 1–186.

3.2. Aspleniaceae

Plantas terrícolas, epífitas ou rupícolas. Caule ereto a reptante, com escamas clatradas. Frondes estéreis e férteis monomorfas, raramente subdimorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com dois feixes vasculares na base, que se fundem na porção apical, formando um "X". Lâmina simples a 4-pinada, anádroma; eixos da lâmina sulcados e glabros. Nervuras livres ou anastomosadas, sem vênulas livres inclusas. Soros alongados a lineares, com indúsio. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo uniseriado. Esporos monoletes.

Família monofilética (Schneider et al., 2004a), com dois gêneros e cerca de 730 espécies (PPG I, 2016). Possui distribuição subcosmopolita, com a maioria das espécies ocorrendo na região tropical (Smith et al., 2006). No Brasil, até o momento, são conhecidas 80 espécies (Sylvestre et al., 2023), distribuídas em todo o país, principalmente nas formações florestais úmidas da Floresta Atlântica (figura 3 B).

Chave de identificação dos gêneros de Aspleniaceae ocorrentes no Brasil

1a. Caule reptante com sistema vascular dorsiventral; base do pecíolo expandida	***Hymenasplenium***
1b. Caule decumbente ou ereto com sistema vascular radial; base do pecíolo não expandida	***Asplenium***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Asplenium	700	75
Hymenasplenium	30	05

Literatura para identificar os gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Gabancho, L. R. e Prada, C. "The genus *Hymenasplenium* (Aspleniaceae) in Cuba, including new combinations for the neotropical species". *American Fern Journal*, 2011, 101, p. 265–281.

Góes-Neto, L. A. A. e Pietrobom, M. R. "Aspleniaceae (Polypodiopsida) do Corredor de Biodiversidade do Norte do Pará, Brasil: um fragmento do Centro de Endemismo Guiana". *Acta Botanica Brasilica*, 2012. 26, p. 456–463.

Murakami, N. e Moran, R. C. "Monograph of the neotropical species of *Asplenium* Sect. *Hymenasplenium* (Aspleniaceae)". *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1993, 80, p. 1–38.

Sehnem, A. "Aspleniáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1968, p. 1–96.

Sylvestre, L. S. *Revisão taxonômica das espécies da família Aspleniaceae A. B. Frank ocorrentes no Brasil* (Tese). Universidade de São Paulo, 2001.

Sylvestre, L. S. et al. "Aspleniaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB90671>. Acesso em: 17 jan. 2023.

3.3. Athyriaceae

Plantas terrícolas ou rupícolas. Caule ereto, decumbente ou reptante, com escamas não clatradas. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com dois feixes vasculares na base, distalmente unidos, formando um único feixe com forma de U ou V. Lâmina simples e inteira a 3-pinado-pinatífida. Nervuras livres, raramente anastomosadas, sem vênulas livres inclusas. Escamas presentes na lâmina e nos eixos, às vezes, transformando-se, paulatinamente, em tricomas na porção distal da lâmina. Soros abaxiais, alongados, elípticos ou em forma de gancho, ao longo das nervuras secundárias ou na extremidade destas, simples ou geminados. Indúsio presente (às vezes, caduco). Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética (Rothfels et al., 2012) com três gêneros e 650 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição cosmopolita, com maior concentração de espécies nos trópicos, além do leste e do sudeste asiático (Kramer et al., 1990). Dos três gêneros da família, dois possuem espécies nativas nos Neotrópicos e estão representados no Brasil (Mynssen, 2023), e outro ocorre de forma espontânea. As espécies ocorrem na Amazônia, no Cerrado e na Floresta Atlântica, com grande concentração de espécies na última (figuras 3 C-D).

Chave de identificação dos gêneros de Athyriaceae ocorrentes no Brasil

1a. Base do pecíolo expandida; frondes 1 ou 2-pinado-pinatífidas; nervuras livres; soros em apenas um dos lados das nervuras; indúsio reniforme ou unciforme	***Athyrium***
1b. Base do pecíolo não expandida; frondes simples e inteiras ou até 3-pinado-pinatífidas; nervuras livres ou anastomosadas; soros em um ou nos dois lados das nervuras; indúsio linear ou elíptico	**2**
2a. Caule reptante coberto por escamas e tricomas septados; tricomas glandulares presentes nas duas faces da lâmina	***Deparia***
2b. Caule decumbente, ereto, subarborescente, raramente reptante e coberto apenas por escamas; tricomas glandulares ausentes	***Diplazium***

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Athyrium	230	01
Diplazium	350	27

Gênero introduzido no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Deparia	70	01

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Mynssen, C.M. "Athyriaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB126904>. Acesso em: 17 jan. 2023 Mynssen, C. M. *Diplazium Sw. (Woodsiaceae) no Brasil* (Tese). Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2009.

Mynssen, C. M. "Woodsiaceae (Hook.) Herter (Polypodiopsida) no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil". *Pesquisas, Botânica*, 2011, 62, p. 273–297.

Mynssen, C. M. e Sylvestre, L. S. "Novelties in *Diplazium* (Athyriaceae) from South America". *Systematic Botany*, 2013 38, p. 910–914.

Mynssen, C. M. e Sylvestre, L. S. "Synopsis of *Diplazium* (Athyriaceae) from Brazil". *American Fern Journal*, 2019, 109, 283–342

3.4. Blechnaceae

Plantas geralmente terrícolas (raramente escandentes), às vezes rupícolas ou hemiepífitas. Caule ereto (em alguns casos, arborescente), decumbente ou reptante, com escamas não clatradas. Frondes dimorfas ou menos comumente monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com três ou mais feixes vasculares na base. Lâmina pinatissecta a pinada, raramente simples e inteira ou 2-pinada. Nervuras livres, raramente parcialmente anastomosadas ou com nervura coletora marginal, sem vênulas inclusas. Tricomas simples, unicelulares ou pluricelulares, presentes sobretudo na raque. Soros abaxiais, alongados, paralelos e contíguos ao eixo principal da lâmina ou dos segmentos. Indúsio presente, introrso. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Figura 3: A – *Anemia hispida* Kunze; B – *Asplenium auritum* Sw.; C – *Diplazium plantaginifolium* (L.) Urb.; D – *Diplazium cristatum* (Desr.) Alston, detalhe dos soros

Fonte: A, B, C: Dittrich; D: Almeida.

Família monofilética (Gasper et al., 2017; Perrie et al., 2014; Rothfels et al., 2012) com três subfamílias, 24 gêneros e aproximadamente 265 espécies (Gasper et al., 2016; PPG I, 2016). Apresenta distribuição subcosmopolita, com maior concentração de espécies nos Neotrópicos e na Australásia/Oceania (Dittrich et al., 2007). Dos 25 gêneros, dez são nativos na região neotropical. No Brasil, ocorrem 36 espécies distribuídas em dez gêneros (Dittrich et al., 2023). No país, a maior parte das espécies ocorre em Florestas Ombrófilas ou Estacionais Semideciduais das regiões Sul e Sudeste, sendo as espécies dos gêneros *Blechnum*, *Neoblechnum*, *Parablechnum* e *Telmatoblechnum* especialmente comuns (figuras 4 A-D).

Chave de identificação dos gêneros de Blechnaceae ocorrentes no Brasil

1a. Raque escandente; frondes estéreis 2-pinadas	***Salpichlaena***
1b. Raque não escandente; frondes estéreis inteiras ou 1-pinadas	**2**
2a. Frondes estéreis e férteis monomorfas a levemente dimorfas	**3**
2b. Frondes estéreis e férteis claramente dimorfas	**5**
3a. Pinas articuladas com a raque	***Telmatoblechnum***
3b. Pinas não articuladas com a raque	**4**
4a. Caule robusto (> 15 cm de circunferência), ereto, coberto por escamas lineares nigrescentes e brilhantes; margem da lâmina serreada	***Neoblechnum***
4b. Caule delgado (< 5 cm de circunferência), ereto ou ascendente, coberto por escamas lanceoladas, marrons; margem da lâmina aparentemente inteira	***Blechnum***
5a. Escamas do caule geralmente denticuladas, com porção central escura; caule longo-reptante, geralmente escandente	***Lomaridium***
5b. Escamas do caule inteiras, com ou sem porção central enegrecida; caule ereto, curto-reptante a raramente longo-reptante, nunca escandente	**6**
6a. Pinas adnatas por toda parte	**7**
6b. Pinas proximais sésseis ou pecioluladas	**8**

7a. Lâmina estéril truncada na base, sem pinas vestigiais; frondes de pelo menos 32 x 7 cm	***Cranfillia***
7b. Lâmina de vários formatos mas, se truncada na base e sem pinas vestigiais, então no máximo com 12,4 x 2,6 cm	***Austroblechnum***
8a. Raque com ápice flagelado, com gema	***Cranfillia***
8b. Raque sem ápice flagelado , sem gemas no ápice, às vezes presentes na base das pinas	**9**
9a. Caule ereto a reptante, nunca formando cáudice; lâmina truncada na base	***Parablechnum***
9b. Caule ereto, formando cáudice; lâmina gradualmente reduzida na base	**10**
10a. Lâmina coriácea; venação dificilmente visível; pina apical não surcurrente; frondes concolores ou discolores; costa sem sulcos profundos	***Lomariocycas***
10b. Lâmina cartácea; venação visível; pina apical surcurrente; frondes discolores; costa profundamente sulcada	***Lomaria***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Austroblechnum	40	06
Blechnum	30	15
Cranfillia	21	02
Lomaria	6	01
Lomaridium	16	01
Lomariocycas	19	01
Neoblechnum	01	01
Parablechnum	65	04
Salpichlaena	04	04
Telmatoblechnum	02	01

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Cárdenas, G. G. et al. "Taxonomy and evolutionary history of the neotropical fern genus *Salpichlaena* (Blechnaceae)". *Blumea*, 2019, 64, p. 1–22.

Dittrich, V. A. O. et al. "The *Blechnum occidentale* (Blechnaceae, Polypodiopsida) species group in southern and southeastern Brazil". *Phytotaxa*, 2015, 231, p. 201–229.

Dittrich, V. A. O. et al. "The family Blechnaceae (Polypodiopsida) in Brazil: key to the genera and taxonomic treatment of *Austroblechnum*, *Cranfillia*, *Lomaridium*, *Neoblechnum* and *Telmatoblechnum* for southern and southeastern Brazil". *Phytotaxa*, 2017, 303, p. 1–33.

Dittrich, V. A. O. et al. "The fern genera *Lomaria*, *Lomariocycas*, and *Parablechnum* (Blechnaceae, Polypodiopsida) in southern and southeastern Brazil". *Phytotaxa*, 2018, 362, p. 245–262.

Dittrich, V. A. O. et al. "Blechnaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB90784>. Acesso em: 17 jan. 2023.

Gasper, A. L. et al. "A classification for Blechnaceae (Polypodiales: Polypodiopsida): new genera, resurrected names, and combinations". *Phytotaxa*, 2016, 275, p. 191–227.

Salino, A. et al. "Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Blechnaceae". *Rodriguésia*, 2017, 68, p. 833–842.

3.5. Culcitaceae

Plantas terrícolas. Caule ereto a decumbente, com tricomas. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina 4-5-pinado-pinatífida. Nervuras livres, simples ou bifurcadas. Soros marginais, com indúsios bivalvados. Esporângios pedicelados com ânulo oblíquo não interrompido pelo pedicelo. Esporos triletes.

Família monofilética (Korall et al., 2006), conhecida do Sudoeste da Europa, Madeira, Açores, Tenerife e Neotrópicos (Smith et al., 2008), formada por um gênero e duas espécies (PPG I, 2016). Nos Neotrópicos e no Brasil, está representada apenas por uma espécie: *Culcita coniifolia* (Hook.) Maxon, encontrada somente na Floresta Atlântica do Sul e Sudeste do país (Schwartsburd et al., 2023; Tryon e Stolze, 1989a), geralmente restrita a áreas elevadas.

Gênero nativo no Brasil

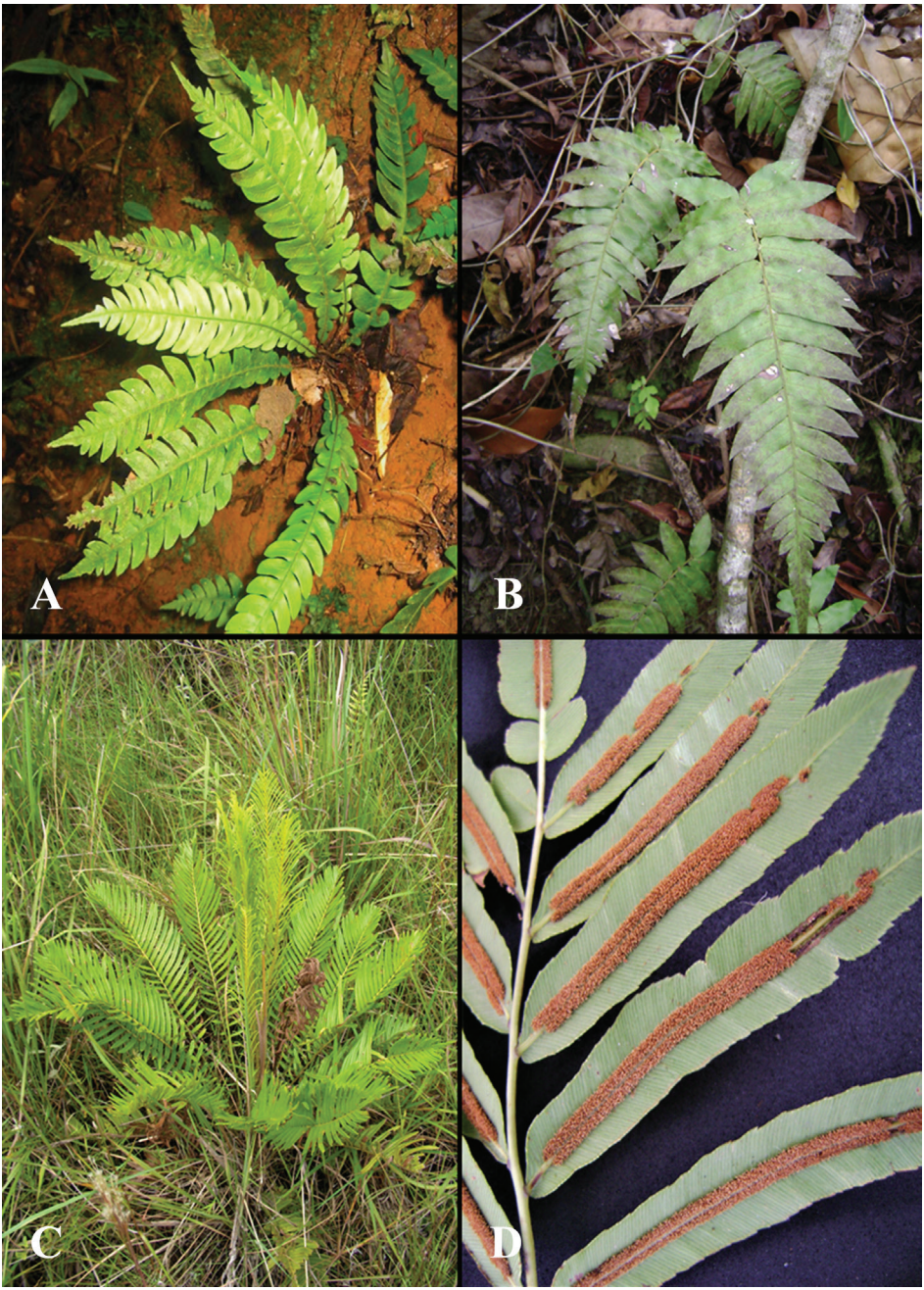
Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Culcita	02	01

Literatura para identificar o gênero e a espécie ocorrentes no Brasil

Fernandes, I. *Taxonomia e fitogeografia de Cyatheaceae e Dicksoniaceae nas regiões Sul e Sudeste do Brasil* (Tese). Universidade de São Paulo, 1997.

Schwartsburd, P. B. et al. "Culcitaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB90845>. Acesso em: 17 jan. 2023

Figura 4: A – *Austroblechnum lehmannii* (Hieron.) Gasper & V.A.O. Dittrich; B – *Blechnum occidentale* L.; C – *Lomariocycas schomburgkii* (Klotzsch) Gasper & A.R. Sm.; D – *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J. Ohlsen & Brownsey, detalhe dos soros



Fonte: A, C: Dittrich; B, D: Góes-Neto.

3.6. Cyatheaceae

Plantas terrícolas ou rupícolas. Caule ereto, decumbente ou reptante, geralmente arborescente, com escamas não clatradas, às vezes com tricomídios ou tricomas. Frondes monomorfas, muito raramente dimorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com dois a vários feixes vasculares na base. Lâmina pinada a 4-pinada. Nervuras livres, simples ou bifurcadas, raramente anastomosadas, sem vênulas inclusas. Soros geralmente abaxiais, raramente marginais, arredondados. Indúsio presente ou não, quando presente, hemitelioide, ciateoide, esferopteroide ou bivalvado. Esporângios pedicelados com ânulo oblíquo não interrompido pelo pedicelo. Esporos triletes.

Família monofilética (Korall et al., 2006; 2007) com três gêneros e aproximadamente 640 espécies (PPG I, 2016), apresentando distribuição pantropical e temperada no hemisfério Sul (Smith et al., 2008). Os três gêneros têm representantes nativos nos Neotrópicos e estão presentes no Brasil, que conta com 59 espécies (Pietrobom et al., 2023). No país, a maior parte das espécies ocorre em Florestas Ombrófilas ou Estacionais Semideciduais da Floresta Atlântica e do Cerrado, seguido pela Amazônia, que também conta com grande riqueza específica (figura 5 A-B).

Chave para os gêneros de Cyatheaceae ocorrentes no Brasil

1a. Lâmina com textura fina, sem estômatos; últimos segmentos lineares a filiformes ou cuneados; soros marginais nas extremidades das nervuras; indúsio bivalvado	***Cyathea***
1b. Lâmina com textura grossa, com estômatos; últimos segmentos nunca lineares a filiformes ou cuneados; soros abaxiais sobre as nervuras, proximais a submarginais; indúsio ausente ou de diversas formas, mas nunca bivalvado	**2**
2a. Escamas do pecíolo estruturalmente conformes e com setas distanciadas e regularmente espaçadas nas bordas; escâmulas da face abaxial das pínulas conformes, semelhantes às do pecíolo; indúsio ciateoide a esferopteroide	***Sphaeropteris***
2b. Escamas do pecíolo estruturalmente marginadas e bordas com setas contíguas ou poucas setas; escâmulas da face abaxial das pínulas estruturalmente marginadas; indúsio ausente, se presente, hemitelioide, ciateoide ou esferopteroide	**3**
3a. Escamas do pecíolo sem setas apicais escuras, às vezes, com pequenos dentes pretos ou prolongamentos celulares	

da margem, que são suportados apenas por uma fileira de células ou menos, ou seja, vários dentes marginais suportados pela mesma célula; aflébias ou pinas aflebioides ausentes na base do pecíolo; indúsio presente ou ausente	***Cyathea***
3b. Escamas do pecíolo com pelo menos uma seta apical escura inserida no ápice e suportada por mais de uma fileira de células abaixo; aflébias ou pinas aflebioides presentes na base do pecíolo, raramente ausentes; indúsio presente, raramente ausente	**4**
4a. Pecíolos e raques sem espinhos; aflébias (1 a muitos pares) presentes na base do pecíolo; indúsio hemitelioide ou ausente; 64 esporos por esporângio	***Gymnosphaera***
4b. Pecíolos e raques com espinhos; aflébias ausentes, podendo ter pinas aflebioides na base do pecíolo; indúsio sempre presente, hemitelioide, ciateoide ou esferopteroide; 16 esporos por esporângio	***Alsophila***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Alsophila	275	03
Cyathea	265	53
Gymnosphaera	39	02
Sphaeropteris	103	01

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Fernandes, I. *Taxonomia e fitogeografia de Cyatheaceae e Dicksoniaceae nas regiões Sul e Sudeste do Brasil* (Tese). Universidade de São Paulo, 1997.

Fernandes, I. "Taxonomia dos representantes de Cyatheaceae do Nordeste Oriental do Brasil". *Pesquisas: Botânica*, 2003, *53,* p. 7–53.

Maciel, S. et al. "Three new species of the *Cyathea* Hymenophyllopsis clade (Cyatheaceae) from Venezuela and Brazil". *Phytotaxa*, 2017, 329, p. 159–166.

Pietrobom, M.R. et al. "Cyatheaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB90850>. Acesso em: 17 jan. 2023

Schwartsburd, P. B. et al. "A new hybrid and further taxonomic notes on Brazilian tree ferns (Cyatheaceae)". *Phytotaxa*, 2015, 231, p. 42–52.

Weigand, A. e Lehnert, M. "The scaly tree ferns (Cyatheaceae–Polypodiopsida) of Brazil". *Acta Botanica Brasilica*, 2016, 30, p. 336–350.

Figura 5: A – *Cyathea dichromatolepis* (Fée) Domin, detalhe das escamas; B – *Cyathea delgadii* Sternb.; C – *Histiopteris incisa* (Thunb.) J.Sm.; D – *Dicksonia sellowiana* Hook

Fonte: A-D: Dittrich.

3.7. Cystopteridaceae

Plantas terrícolas ou rupícolas. Caule curto a longo-reptante, raro subereto, coberto por escamas clatradas ou não e, às vezes, tricomas dourados. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com dois feixes vasculares. Lâmina pinatífida a 3-pinado-pinatífida, com escamas e, às vezes, tricomas. Pina articulada ou não. Nervuras livres. Soros arredondados, com indúsio presente ou não. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética (PPG I, 2016; Rothfels et al., 2012; 2013), segregada de Woodsiaceae sensu Smith et al. (2006), reconhecida com três gêneros. Apresenta distribuição cosmopolita mas, principalmente, nas regiões temperadas. Dos três gêneros, apenas um apresenta espécies nativas na região neotropical, sendo registrado, no Brasil, com duas espécies no Cerrado e uma na Floresta Atlântica, especialmente em ambientes sombreados e úmidos próximos a cursos d´água (Arana e Mynssen, 2015).

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Cystopteris	26	02

Literatura para identificar o gênero e as espécies ocorrentes no Brasil

Arana, M. D. e Mynssen, C. M. 2015. "*Cystopteris* (Cystopteridaceae) del cono sur y Brasil". *Darwiniana,* 2015, 3, p. 73–88.

Mynssen, C. M. e Arana, M.D. "Cystopteridaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB126912>. Acesso em: 17 jan. 2023

3.8. Dennstaedtiaceae

Plantas terrícolas ou rupícolas. Caule curto a longo-reptante, com escamas pouco evidentes. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina inteira a 3-pinada, a maioria com pinas, pínulas ou segmentos dimidiados. Nervuras livres e geralmente ramificadas, raramente anastomosadas e sem vênulas inclusas. Soros submarginais, formando linhas contínuas ou interrompidas. Indúsio presente, que se abre em direção à margem. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos triletes, raramente monoletes.

Família monofilética (Schuettpelz e Pryer, 2007) com 11 gêneros e cerca de 265 espécies (PPG I, 2016; Shang et al., 2018). No Brasil ocorrem oito gêneros e 26 espécies (Schwartsburd e Pena, 2023) em praticamente todo o país, em formações campestres e florestais do Cerrado, da Floresta Atlântica e Amazônia (figura 5 C).

Chave para os gêneros de Dennstaedtiaceae ocorrentes no Brasil

1a. Nervuras anastomosadas; esporos monoletes	**2**
1b. Nervuras livres; esporos triletes ou monoletes	**3**
2a. Caule longo-reptante revestido de escamas e, às vezes, também por tricomas; lâmina glabra ou com poucas escamas, glauca na face abaxial	***Histiopteris***
2b. Caule ereto ou decumbente revestido apenas por tricomas; lâmina pubescente e não glauca na face abaxial	***Blotiella***
3a. Soros lineares, marginais e longos	**4**
3b. Soros arredondados, curtos, marginais ou submarginais	**5**
4a. Plantas com hábito apoiante; indúsio abaxial ausente ou vestigial; tricomas glandulares ausentes; esporos triletes	***Pteridium***
4b. Plantas com hábito ereto; indúsio abaxial presente e conspícuo; tricomas glandulares presentes; esporos monoletes	***Paesia***
5a. Indúsio abaxial presente; esporos triletes	**6**
5b. Indúsio abaxial ausente; esporos monoletes	**7**
6a. Soros marginais protegidos por um indúsio em forma de taça ou bolsa, formado pelas porções adaxial (margem modificada) e abaxial	***Dennstaedtia***
6b. Soros submarginais protegidos apenas por um indúsio abaxial	***Microlepia***
7a. Frondes com crescimento indeterminado; espinhos enegrecidos e curvos presentes nas frondes; sulcos adaxiais da raque contínuos com os sulcos da costa; pínulas semelhantes a estípulas presentes na base das pinas	***Hiya***
7b. Frondes com crescimento determinado; espinhos ausentes ou, se presentes, nunca enegrecidos e sempre retos; sulcos adaxiais da raque não contínuos com os sulcos da costa; pínulas semelhantes a estípulas ausentes	***Hypolepis***

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies/subespécies no Brasil
Blotiella	20	01
Dennstaedtia	70	06
Hiya	03	01
Histiopteris	07	01
Hypolepis	80	13
Microlepia	60	01
Paesia	15	01
Pteridium	04	02

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Assis, F. C. e Salino, A. "Dennstaedtiaceae (Polypodiopsida) no Estado de Minas Gerais, Brasil". *Rodriguésia,* 2011, 62(1), p. 11–33.

Kieling-Rubio, M. A. e Windisch, P. G. "O Gênero *Dennstaedtia* Moore (Dennstaedtiaceae, Pteridophyta) no estado do Rio Grande do Sul, Brasil". *Pesquisas: Botânica*, 2002, 52, p. 185–194.

Schwartsburd, P. B. "Flora of Espírito Santo: Dennstaedtiaceae". *Rodriguésia*, 2017; 68, p. 1559–1575.

Schwartsburd, P.B. e Pena, N.T.L. Dennstaedtiaceae in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB90941>. Acesso em: 17 jan. 2023.

Schwartsburd, P. B. e Prado, J. "A taxonomic revision of the South American Species of *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae), Part I". *American Fern Journal*, 2015, 105 (4), p. 263–313.

Schwartsburd, P. B. e Prado, J. A. "A taxonomic revision of the South American Species of *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae), Part II". *American Fern Journal*, 2016, 106 (1), p. 1–53.

Schwartsburd, P. B. et al. "Recognition of two morpho-types in eastern South American brackens (*Pteridium*—Dennstaedtiaceae—Polypodiopsida)". *Phytotaxa*, 2014, 170 (2), p. 103–117.

Sehnem, A. "Pteridáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1972, p. 1–244.

Shang, H. et al. "*Hiya:* a new genus segregated from *Hypolepis* in the fern family Dennstaedtiaceae, based on phylogenetic evidence and character evolution". *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 2018, 127, p. 449–458.

Tryon, R. M. "A review of the genus *Dennstaedtia* in America". *Gray Herbarium of Harvard University,* 1960, 187, p. 23–52.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America*. New York: Springer–Verlag New York, 1982.

3.9. Desmophlebiaceae

Plantas terrícolas. Caule ereto ou decumbente, com escamas não clatradas. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com dois feixes vasculares formando um U, unidos distalmente. Lâmina 1-pinada, às vezes com pequenas escamas e pubescente glabra. Nervuras livres. Soros lineares, diplazioides ou não, com indúsio. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família recentemente descrita (Mynssen et al., 2016; PPG I, 2016), reconhecida com um gênero e duas espécies, segregada de Athyriaceae. Apresenta distribuição neotropical, geralmente em regiões montanhosas. Apenas uma das duas espécies ocorre no Brasil.

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Desmophlebium	02	01

Literatura para identificar o gênero e a espécie ocorrentes no Brasil

Mynssen, C.M. "Desmophlebiaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB603811>. Acesso em: 17 jan. 2023

Mynssen, C. M. et al. "Desmophlebiaceae and *Desmophlebium*: a new family and genus of Eupolypod II ferns". *Taxon*, 2016, 65, p. 19–34.

3.10. Dicksoniaceae

Plantas terrícolas. Caule ereto, geralmente arborescente, com tricomas. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina 2-pinado-pinatífida a 4-pinada. Nervuras livres, simples ou bifurcadas. Soros abaxiais e sem indúsio (*Lophosoria*) ou marginais e com indúsio (*Dicksonia*). Esporângios pedicelados com ânulo oblíquo não interrompido pelo pedicelo. Esporos triletes.

Família monofilética (Adjie e Lestari, 2014; Korall et al., 2006), composta por três gêneros e aproximadamente 35 espécies (PPG I, 2016), encontrada no leste da Ásia, Australásia, Neotrópicos e ilha de Santa Helena (Smith et al., 2008). Nos Neotrópicos dois gêneros ocorrem, e ambos estão presentes no Brasil, cada um com uma espécie (Della e Vasques, 2023; Tryon e Tryon, 1982). No Brasil,

está restrita à Floresta Atlântica e às formações florestais mais úmidas em algumas áreas do domínio do Cerrado (figura 5 D).

Chave para os gêneros de Dicksoniaceae ocorrentes no Brasil

1a. Lâmina com a base gradualmente reduzida e não glauca na face abaxial; soros marginais e com indúsio	***Dicksonia***
1b. Lâmina com a base não reduzida e glauca na face abaxial; soros abaxiais e sem indúsio	***Lophosoria***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Dicksonia	26	01
Lophosoria	04	01

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Della, A.P. e Vasques, D.T. "Dicksoniaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB90945>. Acesso em: 17 jan. 2023

Fernandes, I. *Taxonomia e fitogeografia de Cyatheaceae e Dicksoniaceae nas regiões Sul e Sudeste do Brasil* (Tese). Universidade de São Paulo, 1997.

Fernandes, I. "Taxonomia dos representantes de Dicksoniaceae no Brasil". *Pesquisas: Botânica*, 2000, 50, p. 5–26.

Noben, S. et al. "Taxonomic and Biogeographic Reappraisal of the Genus *Dicksonia* (Dicksoniaceae) in the Neotropics". *Systematic Botany*, 2018, p. 839-857.

Sehnem, A. "Ciateáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1978, p. 1–115.

3.11. Didymochlaenaceae

Plantas terrícolas. Caule decumbente ou ereto, com muitas escamas persistentes. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina 2-pinada, com pínulas articuladas e subdimidiadas. Nervuras livres e bifurcadas. Soros elípticos. Indúsio presente, elíptico e preso pelo centro. Esporângios pedicelados, com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética, com apenas um gênero e uma espécie: *Didymochlaena truncatula* (Sw.) J. Sm. (PPG I, 2016; Zhang e Zhang, 2015), com distribuição

quase pantropical, exceto na Austrália (Zhang e Zhang, 2015). No Brasil, ocorre em quase toda a Floresta Atlântica e na Amazônia.

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Didymochlaena	01	01

Literatura para identificar o gênero e a espécie ocorrentes no Brasil

Garcia, P. A. e Salino, A. "Dryopteridaceae (Polypodiopsida) no estado de Minas Gerais, Brasil". *Lundiana*, 2008, 9(1), p. 3–27.

Prado, J. "Didymochlaenaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB602874>. Acesso em: 17 jan. 2023.

Sehnem, A. "Aspidiáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1979, p. 1–356.

Tryon, R. M. e Stolze, R. G. "Pteridophyta of Peru – Part IV. 17. Dryopteridaceae". *Fieldiana: Botany*, 1991, 27, p. 1–176.

3.12. Dryopteridaceae

Plantas terrícolas, rupícolas, hemiepífitas ou epífitas. Caule ereto a longo-reptante ou escandente, com muitas escamas persistentes. Frondes monomorfas ou dimorfas. Lâmina simples ou 1-5-pinada a mais dividida. Nervuras livres ou anastomosadas, com ou sem vênulas inclusas livres. Soros arredondados, oblongos, lineares ou acrosticoides. Indúsio presente ou ausente. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética (Liu et al., 2016) com 26 gêneros e cerca de 2.115 espécies (PPG I, 2016). No Brasil, ocorrem 15 gêneros e 193 espécies (Matos et al., 2023), presentes em praticamente todo o país e em todas as formações vegetacionais (figuras 6, 7 A-C).

Chave para os gêneros de Dryopteridaceae ocorrentes no Brasil

1a. Frondes dimorfas; soros acrosticoides ou formando cenosoros	**2**
1b. Frondes monomorfas; soros bem definidos, não acrosticoides nem formando cenosoros	**6**

2a. Frondes simples, inteiras, raramente dicotomicamente ramificadas; filopódios geralmente presentes	***Elaphoglossum***
2b. Frondes 1-pinadas ou mais decompostas, raramente simples; filopódios ausentes	**3**
3a. Frondes 1-pinadas; nervuras coletoras presentes nas margens das pinas estéreis	***Olfersia***
3b. Frondes 1-pinadas a mais decompostas, raramente simples; nervuras coletoras ausentes	**4**
4a. Frondes férteis 1-pinado-pinatífidas ou mais decompostas	***Polybotrya***
4b. Frondes férteis 1-pinadas, raramente simples	**5**
5a. Gemas ou plântulas presentes próximo ao ápice das pinas ou na pina apical; plantas terrícolas ou rupícolas	***Bolbitis***
5b. Gemas ou plântulas ausentes ou, se presentes, nas junções das pinas com a raque; plantas hemiepífitas ou terrícolas	***Mickelia***
6a. Soros sem indúsio	**7**
6b. Soros com indúsio	**11**
7a. Ápice das nervuras claviformes terminando antes da margem	**8**
7b. Ápice das nervuras não claviformes terminando na margem ou muito próximo à margem	**10**
8a. Glândulas translúcidas presentes no tecido laminar (visíveis sob luz transmitida)	***Stigmatopteris***
8b. Glândulas translúcidas ausentes	**9**
9a. Pinas ou pínulas aristadas; frondes 1-2-pinadas	***Polystichum***
9b. Pinas ou pínulas não aristadas; frondes 1-pinado-pinatífidas a 4-pinado-pinatífidas	***Megalastrum***
10a. Escamas da raque e costa transparentes, muitas vezes clatradas; gemas ausentes	***Ctenitis***
10b. Escamas da raque e costa não clatradas; gemas presentes na porção distal da lâmina	***Parapolystichum***
11a. Indúsio peltado	**12**

11b. Indúsio fixo pela região do enseio	**14**
12a. Pinas ou pínulas aristadas	***Polystichum***
12b. Pinas ou pínulas não aristadas	**13**
13a. Frondes 1-pinadas a 1-pinado-pinatífidas na porção proximal; nervuras livres ou anastomosadas	***Cyclodium***
13b. Frondes 2-pinado-pinatífidas na porção proximal; nervuras livres	***Rumohra***
14a. Segmentos aristados	***Arachniodes***
14b. Segmentos acuminados, agudos ou arredondados, não aristados	**14**
14a. Ápice das nervuras claviformes terminando antes da margem	***Megalastrum***
14b. Ápice das nervuras não claviformes terminando na margem ou muito próximo à margem	**15**
15a. Nervura central dos penúltimos segmentos sulcadas a raramente planas na face adaxial	***Dryopteris***
15b. Nervura central dos penúltimos segmentos nitidamente elevadas na face adaxial	**16**
16a. Caule ereto ou decumbente; frondes geralmente 1-pinado-pinatífidas, raramente 2-pinado-pinatífidas a 3-4-pinado-pinatífidas na base; escamas da raque geralmente clatradas	***Ctenitis***
16b. Caule curto-reptante; frondes 2-3-pinado-pinatífidas; escamas da raque não clatradas	**17**
17a. Pinas catádromas; gemas presentes na porção distal da lâmina; indúsio piloso	***Parapolystichum***
17b. Pinas anádromas; gemas ausentes na porção distal da lâmina; indúsio glabro	***Lastreopsis***

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Arachniodes	60	02
Bolbitis	80	03
Ctenitis	125	20
Cyclodium	10	06
Dryopteris	400	03
Elaphoglossum	600	90
Lastreopsis	16	01
Megalastrum	91	18
Mickelia	10	08
Olfersia	04	02
Parapolystichum	28	02
Polybotrya	35	16
Polystichum	500	10
Rumohra	08	03
Stigmatopteris	40	07

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Bohn, A. et al. "Taxonomic novelties in *Cyclodium* (Dryopteridaceae) and a key to the species with free veins". *Plant Ecology and Evolution*, 2019, 152, p. 521–530.

Bohn, A. et al. "Taxonomy, distribution and conservation status of the fern genus *Cyclodium* (Dryopteridaceae)". *Willdenowia*, 2020, 50, p. 279–304.

Brade, A. C. "O gênero *Dryopteris* (Pteridophyta) no Brasil e sua divisão taxonômica". *Bradea*, 1972, 1 (22): 191–261.

Canestraro, B. K. e Labiak, P. H. "The fern genus *Polybotrya* (Dryopteridaceae) in the Atlantic Forest of Brazil, with the description of a new species". *Brittonia*, 2015, 67 (3), p. 191–215.

Garcia, P.A. e Salino, A. "Dryopteridaceae (Polypodiopsida) no estado de Minas Gerais, Brasil". *Lundiana*, 2008, 9 (1), p. 3–27.

Hennipman, E. "A monograph of the fern genus *Bolbitis* (Lomariopsidaceae)". *Leiden Botanical Series*, 1977, 2, p. 1–331.

Labiak, P. H. et al. "*Rhopalotricha,* a New Subgenus of the Fern Genus *Lastreopsis* (Dryopteridaceae)". *American Fern Journal*, 2015, 105, p. 20–30.

Matos, F. B. e Mickel, J. T. "The Brazilian species of *Elaphoglossum* section *Polytrichia* (Dryopteridaceae)". *Brittonia*, 2014, 66 (4), p. 371–395.

Matos, F. B. e Mickel, J. T. "The Brazilian species of *Elaphoglossum* section *Setosa* (Dryopteridaceae)". *Brittonia*, 2018, 70, p. 371–395.

Matos, F. B. e Mickel, J. T. "The Brazilian species of *Elaphoglossum* section *Squamipedia* (Dryopteridaceae)". *Brittonia*, 2019, 71, p. 225–234.

Matos, F.B. et al. "Dryopteridaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB90950>. Acesso em: 18 jan. 2023

Moran, R. C. "The neotropical fern genus *Olfersia*". *American Fern Journal*, 1986, 76 (4), p. 161–178.

Moran, R. C. "Monograph of the neotropical fern genus *Polybotrya* (Dryopteridaceae)". *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 1987, 34 (1), p. 1–138.

Moran, R. C. "Monograph of the neotropical fern genus *Stigmatopteris* (Dryopteridaceae)". *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1991, 78, p. 857–914.

Moran, R.C. et al. "*Megalastrum* (Dryopteridaceae) in Brazil, Paraguay, and Uruguay". *American Fern Journal*, 2009, 99 (1): 1–44.

Moran, R. C. et al. "Synopsis of *Mickelia,* a newly recognized genus of bolbitidoid ferns (Dryopteridaceae)". *Brittonia*, 2010, 62 (4), p. 337–356.

Prado, J. et al. "*Dryopteris huberi* (Dryopteridaceae), an overlooked species, and a key for the species of *Dryopteris* in Brazil". *Brittonia*, 2014, 66 (4), p. 340–346.

Salino, A. e Carvalho, F. A. "Dryopteridaceae". In Cavalcanti, T. B. e Ramos, A. E. (Orgs.). *Flora do Distrito Federal*. Vol IV. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2005, p. 135–143.

Sehnem, A. "Aspidiáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1979, p. 1–356.

Smith, A. R. "Revision of the neotropical fern genus *Cyclodium*". *American Fern Journal*, 1986, 76 (2), p. 56–98.

Sundue, M. A. et al. "*Rumohra glandulosissima* (Dryopteridaceae) a new species from the Atlantic Rainforest and revision of the species occurring in Brazil". *Systematic Botany*, 2013, 38, p. 915–924.

Tindale, M. D. "A monograph of the genus *Lastreopsis* Ching." *Contributions from the New South Wales National Herbarium*, 1965, 3 (5), p. 249–339.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America*. New York: Springer–Verlag New York, 1982.

Vasco, A. "Taxonomic revision of *Elaphoglossum* subsection *Muscosa* (Dryopteridaceae)". *Blumea*, 2011, 56, p. 165–202.

Vasco, A. et al. "Taxonomic revision of the neotropical species of *Elaphoglossum* sect. *Squamipedia* (Dryopteridaceae)". *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2013, 99, p. 244–286.

Viveros, R. S. e Salino, A. "Two new species of *Ctenitis* (Dryopteridaceae) from South America and taxonomic notes on similar species". *Phytotaxa*, 2015, 239 (1), p. 1–16.

Viveros, R. S. et al. "A taxonomic monograph of the fern genus *Ctenitis* (Dryopteridaceae) in South America". *Phytotaxa*, 2018, 385, p. 1–83.

3.13. Equisetaceae

Plantas terrícolas. Caule com porção subterrânea longo-reptante, articulada; porção aérea ereta, articulada, oca, simples ou com ramos verticilados. Frondes diminutas, escamiformes, geralmente negras, verticiladas, fusionadas, formando uma bainha em cada nó. Estróbilos terminais, formados pela união dos esporangióforos; esporângios do tipo eusporângios; esporângióforos peltados. Esporos verdes, esféricos, com abertura circular e com 4 elatérios em forma de pá.

Família monofilética, monogenérica, com cerca de 15 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição cosmopolita (exceto Austrália e Nova Zelândia), com a maioria das espécies ocorrendo nas zonas boreais e norte-temperadas (Mickel e Smith, 2004). No Brasil, até o momento, apenas uma espécie nativa é conhecida (Nóbrega & Prado, 2023), ocorrendo em todas as regiões do país, principalmente em solos encharcados na Floresta Atlântica e no Cerrado (figura 7 D).

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Equisetum	15	01

Literatura para identificar o gênero e a espécie ocorrentes no Brasil

Nóbrega, G.A. e Prado, J. "Equisetaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB609629>. Acesso em: 18 jan. 2023.

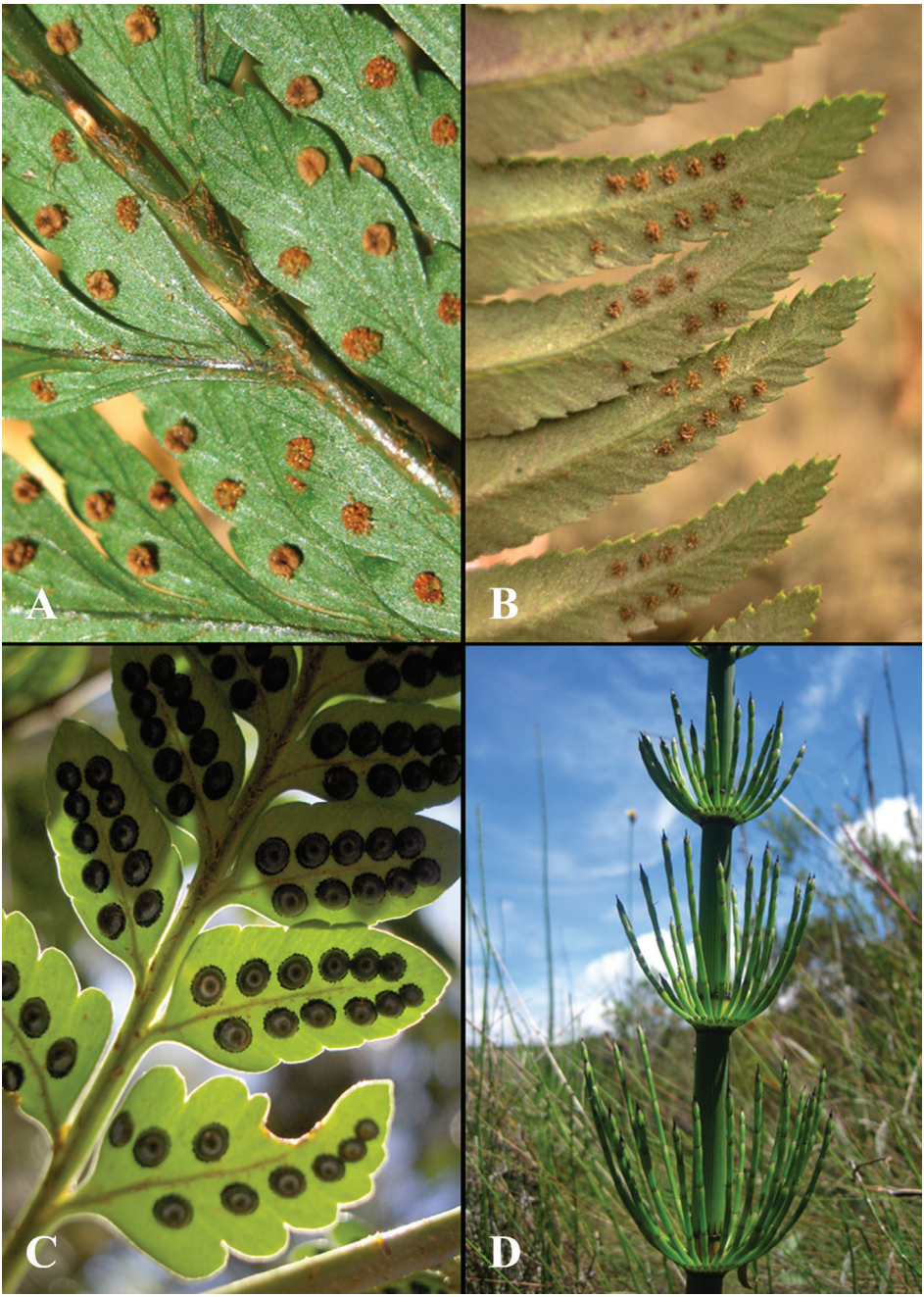
Salino, A. e Heringer, G. "Equisetaceae". In Cavalcanti, T. B. e Ramos, A. E. (Org.). *Flora do Distrito Federal*. 1. ed. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2007, p 123–127.

Sehnem, A. "Eqüisetáceas". In Reitz, R. (ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1984, p. 1–10.

Figura 6: A – *Bolbitis serratifolia* Schott; B – *Ctenitis* sp.; C – *Elaphoglossum laminarioides* (Fée) T. Moore; D – *Elaphoglossum peltatum* (Sw.) Urb.

Fonte: A. Dittrich; B: Almeida; C, D: Góes-Neto.

Figura 7: A – *Lastreopsis amplissima* (C.Presl) Tindale, detalhe dos soros; B – *Polystichum bradei* Rosenst., detalhe dos soros; C – *Rumohra adiantiformis* (G.Forst.) Ching, detalhe dos soros; D – *Equisetum giganteum* L.



Fonte: A-D: Dittrich.

3.14. Gleicheniaceae

Plantas terrícolas. Caule longo-reptante, ramificado, com tricomas e/ou escamas não clatradas. Frondes monomorfas, com crescimento indeterminado. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina pseudodicotomicamente ramificada, com gemas nas bifurcações. Nervuras livres, simples ou bifurcadas. Soros abaxiais, arredondados, sem indúsio. Esporângios curto-pedicelados, com ânulo oblíquo não interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes ou triletes.

Família monofilética (PPG I, 2016; Pryer et al., 2001; 2004) com seis gêneros e 157 espécies (PPG I, 2016), de distribuição pantropical (Smith et al., 2008). Quatro gêneros são conhecidos para os Neotrópicos (Gonzalez e Kessler, 2011), e três estão representados no Brasil, que conta com 17 espécies (Lima e Salino, 2023). A maioria das espécies está concentrada na Floresta Atlântica, mas ocorrem espécies na Amazônia e Cerrado (figura 8 A-B).

Chave para os gêneros de Gleicheniaceae ocorrentes no Brasil

1a. Caule e frondes (especialmente as gemas) com escamas e às vezes também com tricomas estrelados; nervuras dos últimos segmentos simples ou bifurcadas	***Sticherus***
1b. Caule e frondes (especialmente as gemas) com tricomas simples ou ramificados, raramente estrelados; nervuras dos últimos segmentos 2-4 bifurcadas	**2**
2a. Plantas com crescimento isotômico; pinas acessórias nas bifurcações primárias presentes	***Dicranopteris***
2b. Plantas com crescimento anisotômico; pinas acessórias nas bifurcações primárias ausentes	***Gleichenella***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Dicranopteris	20	04
Gleichenella	01	01
Sticherus	95	12

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Barros, I. C. L. e Silva, M. R. P. "Gleicheniaceae". In Cavalcanti, T. B. e Ramos, A. E. (Orgs.). *Flora do Distrito Federal*. Vol IV. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2005, p. 147–157.

Gonzalez, R. J. e Kessler, M. "A synopsis of the Neotropical species of *Sticherus* (Gleicheniaceae), with descriptions of nine new species". *Phytotaxa*, 2011, 31(1), p. 1–54.

Lima, L. V. e Salino, A. "The fern family Gleicheniaceae (Polypodiopsida) in Brazil". *Phytotaxa*, 2018, 358, p. 199–234.

Lima, L.V. e Salino, A. "Gleicheniaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91158>. Acesso em: 18 jan. 2023.

Sehnem, A. "Gleicheniáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1970, p. 1–37.

3.15. Hemidictyaceae

Plantas terrícolas. Caule ereto ou decumbente, coberto por escamas subclatradas. Frondes monomorfas, longas (até 3 metros de comprimento). Pecíolo não articulado com o caule, com dois feixes vasculares, em forma de U. Lâmina 1-pinada, glabra. Nervuras anastomosadas, terminando antes da margem e formando uma nervura coletora. Soros lineares, com indúsio. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética e monotípica (PPG I, 2016; Rothfels et al., 2012) representada pela espécie *Hemidictyum marginatum* (L.) C.Presl, endêmica dos Neotrópicos. A família foi segregada de Dryopteridaceae *sensu lato* (Smith et al., 2006) (figura 8 C-D).

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Hemidictyum	01	01

Literatura para identificar o gênero e a espécie ocorrentes no Brasil

Della, A.P. e Vasques, D.T. "Hemidictyaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB126915>. Acesso em: 18 jan. 2023

Rothfels, C. J. et al. "A revised family-level classification for eupolypod II ferns (Polypodiidae: Polypodiales)". *Taxon*, 2012, 61, p. 515–533.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America*. New York: Springer–Verlag New York, 1982.

Figura 8: A – *Gleichenella pectinata* (Willd.) Ching; B – *Sticherus* sp.; C – *Hemidictyum marginatum* (L.) C.Presl; D – *Hemidictyum marginatum*, detalhe dos soros

Fonte: A, B: Dittrich; C, D: Almeida.

3.16. Hymenophyllaceae

Plantas epífitas, terrícolas ou rupícolas. Caule reptante, ascendente ou ereto. Frondes estéreis e férteis monomorfas ou raramente dimorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâminas raramente com mais de uma camada de células, sem cutícula ou estômatos, flabeladas, pinatífidas ou decompostas, com ou sem tricomas. Nervuras livres ou raramente anastomosadas, com ou sem falsas vênulas. Soros marginais, terminais nas nervuras. Indúsio (invólucro) imerso no tecido laminar ou pedunculado, tubular, infundibuliforme ou afunilado a bivalvado; receptáculo curto e rudimentar ou filiforme a cilíndrico no prolongamento da nervura. Esporângios curto-pedicelados com ânulo oblíquo não interrompido pelo pedicelo. Esporos geralmente verdes, triletes.

Família monofilética (Schuelttpelz e Pryer, 2007), com duas subfamílias, nove gêneros e cerca de 434 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição pantropical e sul-temperada (Smith et al., 2006), com a maioria das espécies ocorrendo nas zonas tropicais. No Brasil, são conhecidas 82 espécies distribuídas em sete gêneros (Gonzatti & Windisch, 2023), que ocorrem em todas as regiões do país, com maior diversidade nos domínios da Floresta Atlântica e Amazônia, comumente associadas a ambientes úmidos e sombreados (figuras 9 A-D).

Chave para os gêneros de Hymenophyllaceae ocorrentes no Brasil

1a. Indúsio bivalvado, valvas medindo metade do tamanho do indúsio ou mais (raramente menos)	***Hymenophyllum***
1b. Indúsio obcônico, tubular ou infundibuliforme, inteiro ou bilabiado no ápice, raramente bivalvado (neste caso, as valvas nunca atingem mais da metade do comprimento do indúsio)	**2**
2a. Falsas nervuras presentes, paralelas às nervuras verdadeiras; frondes menores que 5 cm de comprimento	***Didymoglossum***
2b. Falsas nervuras ausentes ou, se presentes, perpendiculares às nervuras verdadeiras; frondes geralmente maiores que 6 cm de comprimento	**3**
3a. Caule ereto, decumbente ou curto-reptante; frondes cespitosas ou aproximadas	**4**

3b. Caule longo-reptante; frondes distantes	**7**
4a. Frondes dimorfas, as férteis simples e inteiras ou sem tecido laminar, de no máximo 1,5 cm de largura	***Trichomanes***
4b. Frondes monomorfas ou, se dimorfas, as férteis mais recortadas ou raramente simples e inteiras; neste caso, com no mínimo 3 cm de largura	**5**
5a. Soros terminais nos segmentos; últimos segmentos com até 2 mm de largura	***Trichomanes***
5b. Soros nunca terminais nos segmentos; últimos segmentos com mais de 2 mm de largura	**6**
6a. Caule de até 2 mm de diâmetro; tecido laminar com uma célula de espessura; lâmina verde, não iridescente em espécimes vivos	***Abrodictyum***
6b. Caule de 4-15 mm de diâmetro; tecido laminar com mais de uma célula de espessura; lâmina azul-esverdeada e iridescente em espécimes vivos	***Trichomanes***
7a. Plantas epífitas com as lâminas fortemente aderidas (adpressas) a troncos por meio de rizoides	***Trichomanes***
7b. Plantas ocupando substratos variados; quando epífitas, nunca com as lâminas fortemente aderidas (adpressas) a troncos por meio de rizoides	**8**
8a. Frondes pinatífidas a 1-pinadas	***Trichomanes***
8b. Frondes mais recortadas	**9**
9a. Caule relativamente espesso, com 0,7 mm de diâmetro ou mais; frondes 10-20 cm de largura	***Vandenboschia***
9b. Caules filiformes, com até 0,5 mm de diâmetro; frondes com até 8 cm de largura	**10**
10a. Últimos segmentos com dobras laminares alongadas e estreitas paralelas às nervuras; indúsio, no máximo, 1,5 x mais longo do que largo	***Crepidomanes***
10b. Últimos segmentos sem dobras laminares alongadas e estreitas paralelas às nervuras; indúsio duas ou mais vezes mais longo do que largo	***Polyphlebium***

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Abrodictyum	25	02
Crepidomanes	30	01
Didymoglossum	30	10
Hymenophyllum	250	29
Polyphlebium	15	04
Trichomanes	60	34
Vandenboschia	15	02

Literatura para identificar os gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Ebihara, A. et al. "A taxonomic revision of *Hymenophyllaceae*". *Blumea*, 2006, 51, p. 221–280.

Gonzatti F. e Windisch P. G. "Sinopse das espécies do gênero *Polyphlebium* (Hymenophyllaceae) no Brasil". *Rodriguésia*, 2019, 70, e00532018.

Gonzatti F. e Windisch P. G. "Flora do Espírito Santo: *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae)". *Rodriguésia*, 2018, 69, p. 611–629.

Gonzatti, F. e Windisch, P.G. "Hymenophyllaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91174>. Acesso em: 18 jan. 2023.

Morton, C. V. "The American species of *Hymenophyllum* section *Sphaerocionium*". *Contributions from the United States National Herbarium*, 1947, 29, p. 139–202.

Morton, C. V. "The genera, subgenera, and sections of the Hymenophyllaceae". *Contributions from the United States National Herbarium*, 1968, 38, p. 153–214.

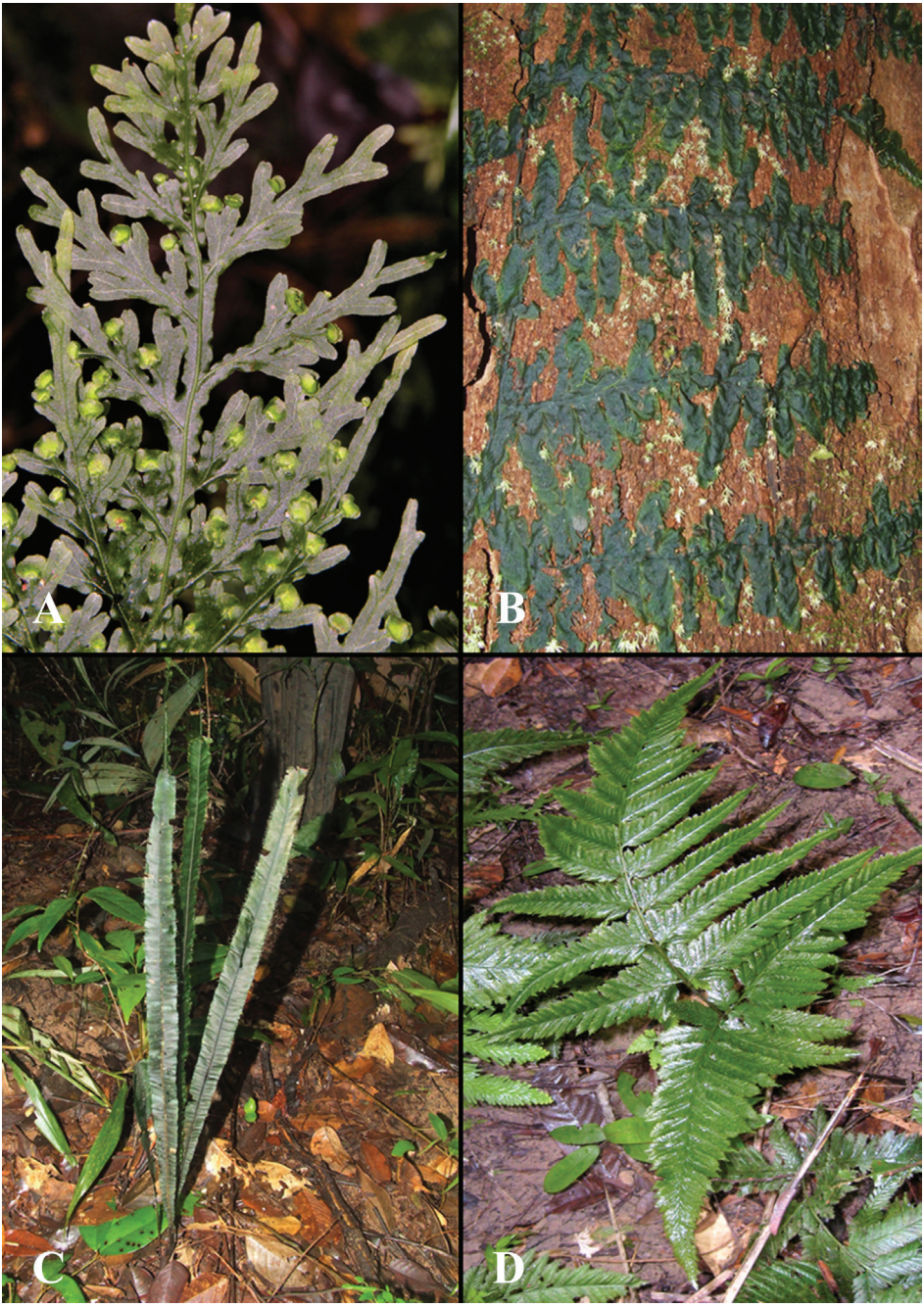
Sehnem, A. "Himenofiláceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1971, p. 1–98.

Windisch, P. G. 1992. "*Trichomanes crispum* L. (Pteridophyta, Hymenophyllaceae) and allied species". *Bradea,* 6, p. 78–117.

Windisch, P. G. "Pteridófitas do Estado de Mato Grosso: Hymenophyllaceae". *Bradea*, 1996, 6, p. 400–423.

Windisch, P. G. "Sinopse das espécies do grupo de *Trichomanes crispum* L. (Pteridophyta, Hymenophyllaceae) ocorrentes na Amazônia brasileira". *Bradea*, 1998, 5, p. 55–58.

Figura 9: A – *Hymenophyllum caudiculatum* Mart.; B – *Trichomanes ankersii* C.Parker ex Hook. & Grev.; C – *Trichomanes vittaria* DC. ex Poir.; D – *Trichomanes elegans* Rich.



Fonte: A: Almeida; B-D: J.M. Costa.

3.17. Lindsaeaceae

Plantas terrícolas ou rupícolas, raramente epífitas. Caule curto a longo-reptante, com escamas pouco evidentes. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina inteira a 3-pinada, a maioria com pinas, pínulas ou segmentos dimidiados. Nervuras livres e geralmente ramificadas, raramente anastomosadas, e sem vênulas inclusas. Soros submarginais, formando linhas contínuas ou interrompidas. Indúsio presente, que se abre em direção à margem. Esporângios pedicelados, com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos triletes, raramente monoletes.

Família monofilética (Lehtonen et al., 2010) com sete gêneros e cerca de 234 espécies (PPG I, 2016). No Brasil, ocorre apenas o gênero *Lindsaea*, com 30 espécies (Pena et al., 2023) em praticamente todo o país, principalmente em formações florestais (figura 10 A-B).

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Lindsaea	180	33

Literatura para identificar o gênero e as espécies ocorrentes no Brasil

Assis, F. C. e Salino, A. "Dennstaedtiaceae". In Cavalcanti, T. B. e Ramos, A. E. (Org.). *Flora do Distrito Federal*. 1. ed. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2007, p 109–122.

Assis, F. C. e Salino, A. "Dennstaedtiaceae (Polypodiopsida) no Estado de Minas Gerais, Brasil". *Rodriguésia*, 2011, 62(1), p. 11–33.

Kramer, K. U. "A revision of the genus *Lindsaea* in the New World with notes in allied genera". *Acta Botanica Neerlandica*, 1957, 6, p. 97–290.

Martins, M. B. S. et al. "A new species of *Lindsaea* (Lindsaeaceae) from the Brazilian Amazon". *Brittonia*, 2020, 72, p. 100.

Pena, N.T.L. et al. "Lindsaeaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91284>. Acesso em: 18 jan. 2023.

Sehnem, A. "Pteridáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1972, p. 1–244.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America*. New York: Springer–Verlag New York, 1982.

3.18. Lomariopsidaceae

Plantas terrícolas, rupícolas ou escandentes pelo caule. Caule reptante ou curto e ereto, escamoso. Frondes monomorfas ou dimorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com dois feixes vasculares em forma de U. Lâmina inteira a 1-pinada, com pinas articuladas com a raque, quando presentes. Nervuras livres ou anastomosadas. Esporângios reunidos em soros discretos ou acrosticoides, com ou sem indúsio. Esporângios pedicelados, com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética (PPG I, 2016) com quatro gêneros, sendo três ocorrentes nos Neotrópicos. A circunscrição de Lomariopsidaceae foi esclarecida mais recentemente com a segregação de *Nephrolepis* e a inclusão de *Dracoglossum* (Christenhusz et al., 2013). No Brasil, ocorrem 3 gêneros e seis espécies (Santiago et al., 2023), a maioria na região amazônica (figura 10 C).

Chave para identificação dos gêneros de Lomariopsidaceae ocorrentes no Brasil

1a. Frondes simples e inteiras; nervuras anastomosadas	***Dracoglossum***
1b. Frondes 1-pinadas; nervuras livres	**2**
2a. Caule longo-reptante; frondes dimorfas; soros acrosticoides, sem indúsio; plantas hemiepífitas	***Lomariopsis***
2b. Caule decumbente ou ereto, raramente curto-reptante; frondes monomorfas; soros arredondados, dispostos em 1-3 fileiras entre a costa e a margem da pina, com indúsio peltado; plantas terrícolas ou rupícolas	***Cyclopeltis***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Cyclopeltis	06	01
Dracoglossum	02	01
Lomariopsis	60	04

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Christenhusz, M. J. M. et al. "Phylogenetic placement of the enigmatic fern genus *Dracoglossum*". *American Fern Journal*, 2013, 103, p. 131–138.

Moran, R. C. "Monograph of the neotropical species of *Lomariopsis* (Lomariopsidaceae)". *Brittonia*, 2000, 52, p. 55–111.

Santiago, A.C.P. et al. "Lomariopsidaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91341>. Acesso em: 18 jan. 2023.

Zuquim, G. et al. In Zuquim, G. e Costa, F. R. C. (Orgs.). *Guia de samambaias e licófitas da REBIO Uatumã – – Amazônia Central. 19 ed.* Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, 2008.

3.19. Lygodiaceae

Plantas terrícolas. Caule curto a longo-reptante, coberto por tricomas, sem escamas. Frondes de crescimento indeterminado, escandentes, monomorfas ou parcialmente dimorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina 2-pinada. Pínulas inteiras ou palmatilobadas. Nervuras livres, raramente anastomosadas, sem vênulas inclusas. Indumento ausente ou composto por tricomas simples. Soros dispostos em projeções marginais das pínulas. Esporângios sésseis com ânulo apical. Esporos monoletes.

Família monofilética (Wikström et al., 2002), representada por apenas um gênero e 40 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição pantropical (Smith et al., 2006). No Brasil, ocorrem apenas duas espécies (Santiago, 2023), ambas em ambientes florestais. São, em geral, plantas pioneiras que crescem em ambientes florestais abertos, especialmente nas bordas. São frequentemente encontradas em áreas perturbadas, como florestas secundárias e em regeneração (figura 10 D).

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Lygodium	40	02

Literatura para identificar o gênero e as espécies ocorrentes no Brasil

Duek, J. J. "Taxonomical revision of *Lygodium*". *Feddes Repertorium*, 1978, 89(7–8), p. 411–423.

Giacosa, J.P.R. "Familia LYGODIACEAE M. Roem.". In Zuloaga F. O. e Belgrano M. J. (Orgs.). *Flora Vascular de la República Argentina – Volumen 2*. Buenos Aires: Instituto de Botánica Darwinion – CONICET, 2016, p. 207–208.

Santiago, A.C.P. "Lygodiaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91479>. Acesso em: 18 jan. 2023

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America.* New York: Springer–Verlag New York, 1982.

Figura 10: A – *Lindsaea lancea* (L.) Bedd.; B – *Lindsaea stricta* (Sw.) Dryand.; C – *Lomariopsis japurensis* (Mart.) J.Sm.; D – *Lygodium volubile* Sw.

Fonte: A, B, D: Góes-Neto; C: Dittrich.

3.20. Marattiaceae

Plantas terrícolas, raramente rupícolas. Caule ereto, decumbente ou reptante, carnoso, esclerênquima ausente. Frondes monomorfas (em *Eupodium* e *Marattia*) ou dimorfas (em *Danaea*). Pecíolo não articulado com o caule, com aurículas carnosas na base (frequentemente denominadas pseudoestípulas); pulvinos presentes nos nós ou bases dos segmentos. Lâmina 1-5-pinada, raramente inteira. Nervuras livres, simples ou ramificadas. Indumento formado por tricomas tectores ou glandulares, simples ou ramificados, ou escamas. Esporângios fundidos, formando sinângios, superficiais ou imersos na lâmina, pedicelados ou sésseis, deiscentes através de um poro ou fenda apical. Esporos monoletes ou triletes.

Família monofilética (Murdock 2008a; Pryer et al., 2004), com seis gêneros e 111 espécies (PPG I, 2016), de distribuição pantropical (Murdock, 2008b). No Brasil, ocorrem 16 espécies distribuídas em três gêneros (Pietrobom et al., 2023), e nos Domínios da Floresta Atlântica e Amazônia, principalmente em Florestas Ombrófilas e Florestas Estacionais Semideciduais (figura 11 A-B).

Chave para os gêneros ocorrentes no Brasil

1a. Frondes dimorfas; lâminas simples ou 1-pinadas; sinângios imersos no tecido laminar entre as nervuras	***Danaea***
1b. Frondes monomorfas; lâminas 2 a 4-pinadas; sinângios superficiais	**2**
2a. Frondes 2-pinadas; sinângios sésseis	***Marattia***
2b. Frondes 2-pinado-pinatífidas; sinângios pedunculados	***Eupodium***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Danaea	50	14
Eupodium	02	01
Marattia	07	01

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Christenhusz, M. J. M. "*Danaea* (Marattiaceae) revisited: biodiversity, a new classification and ten new species of a neotropical fern genus". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2010, 163, p. 360–385.

Murdock, A. G. "A taxonomic revision of the eusporangiate fern family Marattiaceae, with description of a new genus *Ptisana*". *Taxon*, 2008, 57 (3), p. 737–755.

Pietrobom, M.R. et al. "Marattiaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91483>. Acesso em: 18 jan. 2023.

Salino, A. e Lima, L. V. "Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Marattiaceae". *Rodriguésia*, 2017, 68, p. 861–864.

3.21. Marsileaceae

Plantas aquáticas, subaquáticas ou anfíbias, enraizadas ao substrato. Caule curto a longo-reptante, revestido por tricomas ou glabro. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina filiforme, indivisa (*Pilularia*), ou 1-pinada, com duas (*Regnellidium*) ou quatro pinas (*Marsilea*), essas cuneadas a flabeladas ou subreniformes, glabras a pubescentes. Venação dicotomicamente ramificada, livre ou fundida em direção às extremidades, aréolas sem vênulas inclusas. Soros com indúsio, contidos em esporocarpos duros, resistentes, pedunculados, inseridos no caule ou na base do pecíolo; esporângios sem ânulo, indeiscentes, de dois tipos, megasporângios (produzindo um ou mais megásporos) e microsporângios (produzindo numerosos micrósporos). Esporos triletes.

Família monofilética (Nagalingum et al., 2008; Pryer, 1999), com três gêneros e 61 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição subcosmopolita (Smith et al., 2006). Os três gêneros apresentam espécies nativas no Brasil, somando sete espécies (Gonzatti e Abreu, 2023). As espécies de Marsileaceae ocorrem em ambientes sazonalmente úmidos e alagados, em águas rasas, como lagoas, margens de lagos e rios, em cursos d'água e ambientes lacustres perenes ou temporários. Também podem ocorrer em águas eutrofizadas, associadas a ambientes antropizados. Podem ser emergentes ou submersas com apenas pinas flutuantes (figura 11 C).

Chave para os gêneros de Marsileaceae ocorrentes no Brasil

1a. Frondes filiformes, indivisas	***Pilularia***
1b. Frondes 1-pinadas, com duas ou quatro pinas, essas cuneadas a flabeladas ou subreniformes	**2**
2a. Frondes com duas pinas	***Regnellidium***
2b. Frondes com 4 pinas	***Marsilea***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Marsilea	55	05
Pilularia	05	01
Regnellidium	01	01

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Gonzatti, F. e Abreu, F.P. "Marsileaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91500>. Acesso em: 18 jan. 2023

Johnson, D. M. "Systematics of the New World species of *Marsilea* (Marsileaceae)". *Systematic Botany Monographs*, 1986, 11, p. 1–87.

Sehnem, A. "Marsileáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1979, 1–8.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America*. New York: Springer–Verlag New York, 1982.

3. 22. Metaxyaceae

Plantas terrícolas. Caule curto-reptante, com tricomas. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina 1-pinada. Nervuras livres, simples ou bifurcadas. Soros abaxiais, arredondados, dispostos em fileiras mal-definidas, sem indúsio. Esporângios pedicelados, com ânulo oblíquo não interrompido pelo pedicelo. Esporos triletes.

Família monofilética (Smith et al., 2001), composta por um gênero e seis espécies (PPG I, 2016), de distribuição neotropical (Smith et al., 2008). No Brasil, ocorrem quatro espécies (Pietrobom e Santiago, 2023), no Nordeste e na região Amazônica (figura 11 D-E).

Gênero nativo no Brasil

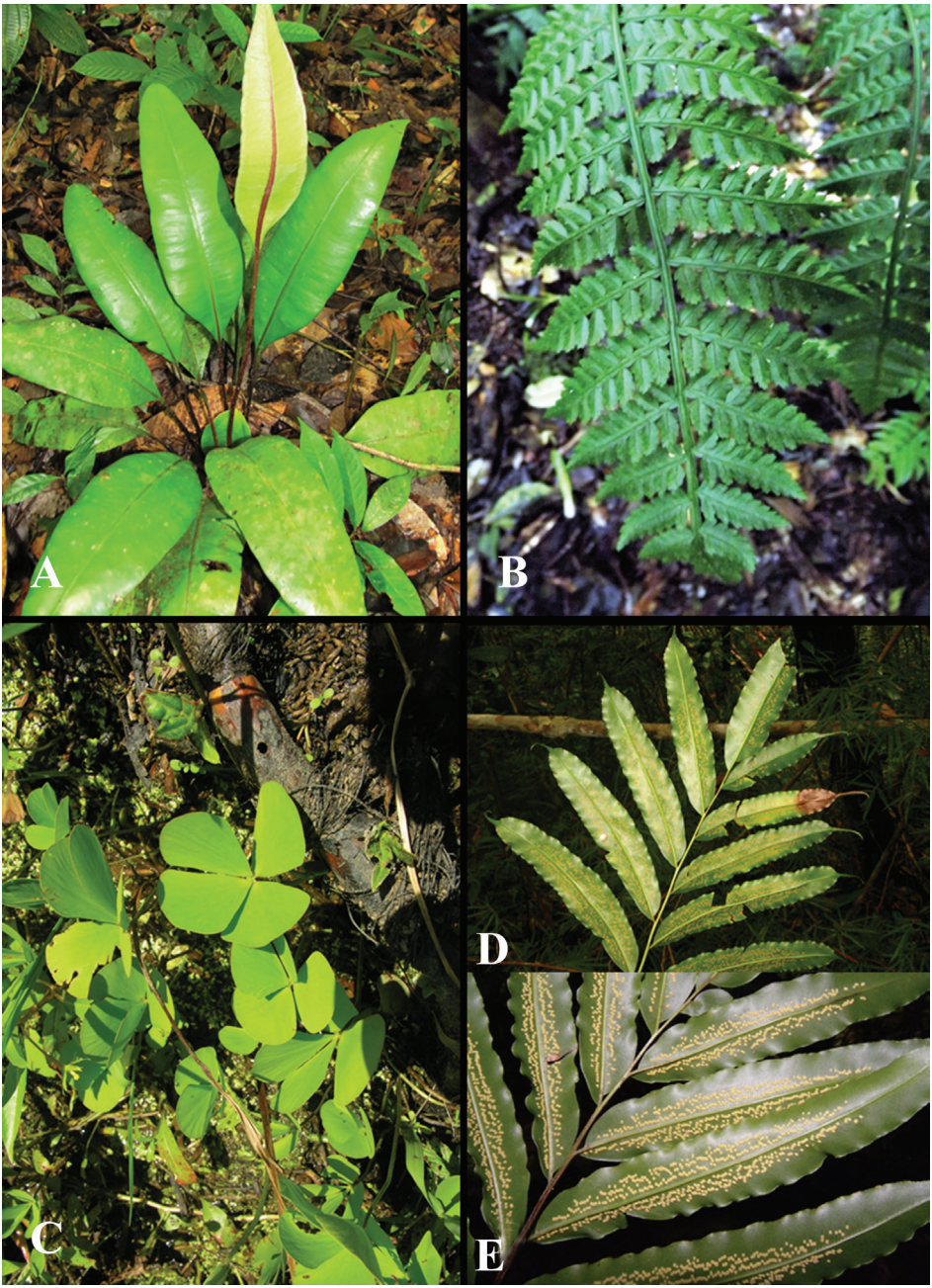
Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Metaxya	06	04

Literatura para identificar o gênero e as espécies ocorrentes no Brasil

Cárdenas, G. G. et al. "Newly discovered diversity in the tropical fern genus *Metaxya* based on morphology and molecular phylogenetic analyses". *Kew Bulletin*, 2016, 71, p. 1–27.

Pietrobom, M.R. e Santiago, A.C.P. "Metaxyaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91511>. Acesso em: 18 jan. 2023

Figura 11: A – *Danaea simplicifolia* Rudge; B – *Eupodium kaulfussii* (J.Sm.) J.Sm.; C – *Marsilea polycarpa* Hook. & Grev.; D – *Metaxya rostrata (*Kunth) C.Presl; E – *Metaxya rostrata*, detalhe dos soros



Fonte: A, B: Góes-Neto; C, D: Dittrich; E: Almeida.

3.23. Nephrolepidaceae

Plantas terrícolas, rupícolas ou epífitas. Caule ereto a decumbente, estolonífero, escamoso. Frondes monomorfas a subdimorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com dois grandes feixes vasculares ventrais e uma série menor de feixes dorsais, arranjados em U. Lâmina 1-pinada, glabra a densamente pilosa. Pinas articuladas à raque. Nervuras livres. Soros arredondados a alongados, abaxiais a submarginais, com indúsio reniforme a orbicular. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética com apenas um gênero (PPG I, 2016) de distribuição pantropical (Hovenkamp e Miyamoto, 2005). No Brasil, ocorrem oito espécies, (Maciel, 2023), das quais três são consideradas por Hovenkamp e Miyamoto (2005) como exóticas/sob cultivo nos Neotrópicos (figura 12 A-B).

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Nephrolepis	19	08

Literatura para identificar o gênero e as espécies ocorrentes no Brasil

Hovenkamp, P. H. e Miyamoto, F. "A conspectus of the native and naturalized species of *Nephrolepis* (Nephrolepidaceae) in the world". *Blumea*, 2005, 50, p. 279–322.

Maciel, S. "*Nephrolepis* (Lomariopsidaceae – Polypodiopsida) na Amazônia brasileira". *Rodriguésia*, 2016, 67, p. 77–84.

Maciel, S. "Nephrolepidaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB610720>. Acesso em: 18 jan. 2023

Mickel, J. T. e Smith, A. R. "The Pteridophytes of Mexico". *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 2004, 88, p. 1–1055.

3.24. Oleandraceae

Plantas geralmente terrícolas, rupícolas ou raramente epífitas. Caule longo-reptante, recoberto por escamas. Frondes monomorfas. Pecíolo articulado com o caule, formando filopódios quando da abscisão da fronde. Lâmina simples, inteira, linear, elíptica a obovada, com margem cartilaginosa. Nervuras livres simples ou bifurcadas, ou raramente parcialmente anastomosadas. Indumento composto por

tricomas filiformes e articulados, ou glandulares. Soros arredondados, com indúsio, irregularmente dispostos entre a costa e a margem. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética (Zhang e Zhang, 2015), monogenérica, com 15 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição pantropical (Smith et al., 2006). No Brasil, ocorrem sete espécies (Schwartsburd, 2023). No Brasil, as espécies de Oleandraceae ocorrem em formações florestais dos Domínios Amazônia, Cerrado e Floresta Atlântica, com a maior diversidade concentrada nesse último (figura 12 C-D).

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros Nativos	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Oleandra	15	07

Literatura para identificar o gênero e as espécies ocorrentes no Brasil

Schwartsburd, P. B. et al. "*Oleandra* (Oleandraceae) in the Brazilian Atlantic Forest". *American Fern Journal*, 2016, 106 (3), p. 191–205.

Schwartsburd, P.B. "Oleandraceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91515>. Acesso em: 18 jan. 2023

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America.* New York: Springer–Verlag New York, 1982.

3.25. Ophioglossaceae

Plantas terrícolas, raramente epífitas ou rupícolas. Caule ereto não ramificado ou reptante, carnoso, basicamente glabro. Frondes subdimorfas, as férteis um pouco mais expandidas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina inteira a 1-pinada ou subpalmada, dividida em porção estéril (trofóforo, ausente em algumas espécies) e porção fértil (esporóforo), glabra ou pouco pilosa. Nervuras livres ou anastomosadas. Esporângios reunidos em sinângios. Esporos triletes.

Família monofilética com quatro subfamílias, 10 gêneros e 112 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição cosmopolita, porém com a maior parte das espécies em regiões tropicais e subtropicais (Smith et al., 2006). Dos dez gêneros, cinco apresentam espécies nativas na região neotropical, sendo quatro registrados no Brasil com seis espécies (Perestrello e Sylvestre, 2023) (figura 13 A-B).

Chave para os gêneros de Ophioglossaceae ocorrentes no Brasil

1a. Frondes simples, inteiras ou subpalmadas; nervuras anastomosadas	**2**
1b. Frondes pinadas; nervuras livres e bifurcadas	**3**
2a. Frondes inteiras, indivisas; um sinângio por fronde	***Ophioglossum***
2b. Frondes subpalmadas; dois ou mais sinângios por fronde	***Cheiroglossa***
3a. Porção fértil da fronde inserida próximo à base do pecíolo	***Sceptridium***
3b. Porção fértil da fronde inserida na base da lâmina (ápice do pecíolo)	***Botrypus***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Botrypus	02	01
Cheiroglossa	02	01
Ophioglossum	41	03
Sceptridium	25	01

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Kessler M. e Smith A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. V. Ophioglossaceae". *Phytotaxa*, 2017, 327: 90–94.

Perestrello, F.G.M. et al. "Ophioglossaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91519>. Acesso em: 19 jan. 2023

Rolim, L. B. e Salino, A. "Ophioglossaceae". In Cavalcanti, T. B. e Ramos, A. E. (Orgs.). *Flora do Distrito Federal*. Vol VI. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2007, p. 137–142.

Sehnem, A. "Ofioglossáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1979, p. 1–16.

Tryon, R. M. e Stolze, R. G. "Pteridophyta of Peru. Part I. 1. Ophioglossaceae – 12. Cyatheaceae". *Fieldiana Botany, New Series*, 20, 1989a, p. 1–164.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America*. New York: Springer–Verlag New York, 1982.

Figura 12: A – *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott; B – *Nephrolepis biserrata*, detalhe dos soros; C – *Oleandra baetae* Damazio; D – *Oleandra baetae* Damazio, detalhe dos soros

Fonte: A, B: Góes-Neto; C, D: Dittrich.

3.26. Osmundaceae

Plantas geralmente terrícolas. Caule ereto a decumbente, com tricomas no ápice, coberto por bases de pecíolos e raízes. Frondes dimorfas (*Osmundastrum*) ou hemidimorfas (*Osmunda*), com a parte apical da fronde modificada em pinas férteis. Pecíolo não articulado com o caule, com um único feixe vascular em forma de U. Lâmina 1-pinado-pinatífida ou 2-pinada. Nervuras livres, geralmente bifurcadas. Indumento ausente ou composto de tricomas presentes nos eixos. Esporângios não organizados em soros, dispostos em pinas contraídas, não fotossintetizantes. Esporângios sésseis ou curto-pedicelados com ânulo lateral vestigial. Esporos triletes, clorofilados.

Família monofilética (Metzgar et al., 2008; Schuettpelz e Pryer, 2007; Yatabe et al., 1999), com seis gêneros e 18 espécies (PPG I, 2016). Possui distribuição cosmopolita (Tryon e Tryon, 1982). Dos seis gêneros, dois apresentam espécies nativas na região neotropical. No Brasil, ocorrem três espécies (Sylvestre et al., 2023), principalmente em áreas abertas e alagadas (naturais e antropizadas), podendo ocorrer também em ambientes sombreados e às margens de cursos d'água na Floresta Atlântica e Cerrado.

Chave para identificação dos gêneros de Osmundaceae ocorrentes no Brasil

1a. Frondes dimorfas, 1-pinado-pinatífidas	***Osmundastrum***
1b. Frondes hemidimorfas (com a parte apical da fronde modificada em pinas férteis), 2-pinadas	***Osmunda***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Osmunda	04	02
Osmundastrum	01	01

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Arana, M. D. e Ponce, M. M. "Familia OSMUNDACEAE Martinov." In Zuloaga, F. O. e Belgrano, M. J. (Orgs.). *Flora Vascular de la República Argentina – Volumen 2.* Instituto de Botánica Darwinion – CONICET, 2016, p. 231–234.

Sylvestre, L.S. et al. "Osmundaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91530>. Acesso em: 19 jan. 2023.

Sylvestre, L.S.; Costa, F.S.N. & Arana, M.D. 2022. A revision of the fern family Osmundaceae in Brazil. Acta Botanica Brasilica, 36: e2020abb0537. Doi: 10.1590/0102-33062020abb0537.

Metzgar, J. S. et al. "The paraphyly of *Osmunda* is confirmed by phylogenetic analyses of seven plastid loci". *Systematic Botany*, 2008, 33 (1), p. 31–36.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America.* New York: Springer–Verlag New York, 1982.

3.27. Plagiogyriaceae

Plantas terrícolas. Caule ereto, sem indumento. Frondes dimorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com um feixe vascular em forma de U ou V. Lâmina pinatissecta a pinada. Nervuras livres, bifurcadas (em lâminas férteis, com raras anastomoses). Soros alongados, sem indúsio. Esporângios pedicelados, com ânulo oblíquo não interrompido pelo pedicelo. Esporos triletes.

Família monofilética (Korall et al., 2006) com um gênero e aproximadamente 15 espécies (PPG I, 2016), de distribuição anfipacífica tropical e temperada quente (Kramer, 1990). No Brasil, está representada apenas por uma espécie: *Plagiogyria fialhoi* (Fée & Glaz.) Copel., uma planta da Floresta Atlântica do Sul e Sudeste do país (Vasques e Della, 2023), geralmente restrita a áreas elevadas (figura 13 C-D).

Gênero nativo no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Plagiogyria	15	01

Literatura para identificar o gênero e a espécie ocorrentes no Brasil

Vasques, D.T. e Della, A.P. "Plagiogyriaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91534>. Acesso em: 19 jan. 2023.

Zhang, X.-C. e Nootebom, H. P. "A taxonomic revision of Plagiogyriaceae (Pteridophyta)". *Blumea*, 1998, 43, p. 401–469.

Figura 13: A – *Botrypus virginianus* (L.) Michx.; B – *Ophioglossum reticulatum* L.; C – *Plagiogyria fialhoi* (Fée & Glaz.) Copel.; D – *Plagiogyria fialhoi*, detalhe da fronde

Fonte: A: Góes-Neto; B-D: Dittrich.

3.28. Polypodiaceae

Plantas geralmente epífitas, hemiepífitas, rupícolas, raramente terrícolas. Caule curto a longo-reptante, decumbente a ascendente, cobertos por escamas ou glabros. Frondes monomorfas ou dimorfas. Pecíolo articulado com o caule, formando filopódios quando da abscisão da fronde (subfamília Polypodioideae), ou não articulado (subfamília Grammitidoideae). Lâmina inteira a 1-pinado-pinatífida. Nervuras livres ou anastomosadas com ou sem vênulas inclusas. Indumento composto por tricomas simples ou ramificados, unicelulares ou pluricelulares, tectores ou glandulares, ou escamas. Soros abaxiais, arredondados, oblongos, elípticos, lineares ou formando cenosoros, sem indúsio, podendo ser cobertos com escamas quando jovens, paráfises presentes ou ausentes. Esporângios pedicelados, com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes (subfamília Polypodioideae) ou triletes, com raras exceções, na subfamília Grammitidoideae, na qual também podem ser verdes**.**

Família monofilética (Schneider et al., 2004b; Schuettpelz e Pryer, 2007) com seis subfamílias, 65 gêneros e 1652 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição pantropical (Smith et al., 2006). Duas subfamílias, 22 gêneros e 173 espécies estão presentes no Brasil (Assis et al., 2023)[4]. No Brasil, as Polypodiaceae ocorrem principalmente nas formações florestais, apresentando maior diversidade na Floresta Ombrófila e Floresta Estacional Semidecidual, especialmente, florestas associadas a regiões montanhosas (especialmente, a subfamília Grammitidoideae) (figuras 14, 15, 16 A).

Chave para os gêneros de Polypodiaceae ocorrentes no Brasil

1a. Esporos monoletes; não verdes (ou inconspicuamente clorofilados – criptoclorofilados); frondes articuladas com o caule; escamas ausentes na superfície laminar (subfamília Polypodioideae)	**2**
1b. Esporos triletes; verdes (conspicuamente clorofilados); frondes não articuladas com o caule; escamas presentes ou ausentes na superfície laminar (subfamília Grammitidoideae)	**13**

[4] Na atualidade, mais três gêneros são aceitos para a família no País (Assis et al., 2023).

2a. Frondes inteiras ou bifurcadas	**3**
2b. Frondes pinatífidas a 1-pinadas	**8**
3a. Soros arredondados, oblongos ou lineares, se arredondados ou oblongos, então, organizados em uma única fileira entre a costa e a margem da lâmina	**4**
3b. Soros arredondados, organizados em duas ou mais fileiras entre a costa e a margem da lâmina	**5**
4a. Soros com paráfises semelhantes a escamas, sempre peltadas (mais facilmente observáveis em espécimes com soros imaturos)	***Pleopeltis***
4b. Soros sem paráfises ou com paráfises geralmente semelhantes a tricomas, se paráfises semelhantes a escamas, essas são basifixas	***Microgramma***
5a. Soros regularmente dispostos, formando uma fileira entre cada duas nervuras secundárias (que se originam na costa); esporângios geralmente com tricomas na cápsula	**6**
5b. Soros regular ou irregularmente dispostos em duas fileiras de soros entre cada duas nervuras secundárias (que se originam na costa)	**7**
6a. Caule longo-reptante; frondes longo pecioladas	***Serpocaulon***
6b. Caule curto-reptante; frondes sésseis	***Niphidium***
7a. Escamas do caule geralmente clatradas (com paredes celulares laterais espessas, escuras, e paredes superficiais finas, geralmente translúcidas); aréolas costais com vênulas inclusas; vênulas inclusas nas aréolas sempre excurrentes	***Campyloneurum***
7b. Escamas do caule nunca clatradas; aréolas costais sem vênulas inclusas; demais aréolas com vênulas inclusas, apontando para todas as direções	***Microgramma***
8a. Face abaxial da superfície laminar com escamas	***Pleopeltis***
8b. Face abaxial da superfície laminar sem escamas	**9**
9a. Escamas do caule clatradas	**10**
9b. Escamas do caule não clatradas	**11**

10a. Presença de um soro entre duas nervuras secundárias (que se originam na costa) ou, se mais de um soro presente, esses dispostos em uma única fileira	***Serpocaulon***
10b. Presença de mais de um soro entre duas nervuras secundárias (que se originam na costa), regularmente dispostos em duas ou mais fileiras	***Campyloneurum***
11a. Soros na junção de duas vênulas inclusas na aréola	***Phlebodium***
11b. Soros sobre uma única vênula inclusa na aréola	**12**
12a. Frondes pinatífidas ou pinatissectas, geralmente pectinadas (com segmentos estreitos, dando um aspecto semelhante a um pente); nervuras geralmente livres, raramente anastomosadas, se anastomosadas, com 1 fileira de aréolas entre a costa e a margem	***Pecluma***
12b. Frondes 1-pinadas; nervuras anastomosadas com 1(-2) fileiras de aréolas entre a costa e a margem	***Polypodium***
13a. Frondes simples ou bifurcadas, com margens inteiras, lobadas, regular ou irregularmente onduladas	**14**
13b. Frondes pinatífidas ou 1-pinadas, raramente 1-pinado-pinatífidas	**16**
14a. Lâmina com margem, modificada (esclerenquimatosa), marrom a preta	***Grammitis***
14b. Lâmina sem margem marrom a preta e modificada	**15**
15a. Hidatódios ausentes; setas castanho-avermelhadas presentes na superfície laminar	***Enterosora***
15b. Hidatódios presentes nas extremidades das nervuras; setas castanho-avermelhadas ausentes na superfície laminar, indumento, se presente, constituído de tricomas hialinos ou amarelados	***Cochlidium***
16a. Escamas do caule clatradas (com paredes celulares laterais espessas, escuras, e paredes superficiais finas, geralmente translúcidas)	**17**
16b. Escamas do caule não clatradas	**21**

17a. Setas castanhas (tricomas unisseriados com deposição de compostos fenólicos), geralmente presentes no pecíolo, raque e/ou superfície laminar	***Melpomene***
17b. Setas castanhas (tricomas unisseriados, com deposição de compostos fenólicos) ausentes no pecíolo, raque e/ou superfície laminar	**18**
18a. Caule horizontal, dorsiventral	***Melpomene***
18b. Caule vertical, radial	**19**
19a. Frondes geralmente maiores que 1 cm de largura; nervuras pinadas	***Lellingeria***
19b. Frondes com até 0,8 cm de largura; nervuras simples ou bifurcadas, com apenas um ramo acroscópico	**20**
20a. Mais de uma nervura bifurcada em cada segmento; escamas do caule com margens ciliadas	***Leucotrichum***
20b. Apenas uma nervura simples (sem bifurcação) em cada segmento; escamas do caule com margens glabras ou com um cílio apical	***Stenogrammitis***
21a. Soros com conspícuas paráfises esféricas, esbranquiçadas e cerosas (mais facilmente vistas em frondes novas)	***Ceradenia***
21b. Soros sem conspícuas paráfises esféricas e cerosas, paráfises, se presentes, então, marrons e não cerosas	**22**
22a. Hidatódios ausentes	**23**
22b. Hidatódios presentes	**24**
23a. Frondes simples, diferenciada em uma parte proximal, estéril, e serreada e uma parte distal, inteira e fértil; soros compostos, do tipo cenosoros (formados pela fusão de diversos soros)	***Cochlidium***
23b. Frondes pinatissectas, monomorfas; soros discretos, circulares	***Zygophlebia***
24a. Nervura principal do segmento (ou pina) simples (sem ramificações) ou com apenas uma nervura acroscópica (raramente pinada); soro apenas um por segmento ou pina; lâmina estreita linear, geralmente com menos de 1cm de larg.; caule radialmente simétrico	***Moranopteris***

24b. Nervura dos segmentos (ou pina) pinada; soro geralmente mais de um por segmento ou pina; lâmina, geralmente, lanceolada a ovada, com mais de 1cm larg.; caule dorsiventral a radialmente simétrico	**25**
25a. Frondes, pendentes, com crescimento indeterminado; esporângios ciliados	***Alansmia***
25b. Frondes eretas ou arqueadas com crescimento determinado; esporângios glabros	***Terpsichore***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Alansmia	26	06
Campyloneurum	50	21
Ceradenia	73	09
Cochlidium	18	07
Enterosora	11	04
Grammitis	43	03
Lellingeria	49	08
Leucotrichum	06	02
Melpomene	29	08
Microgramma	30	18
Moranopteris	31	10
Niphidium	10	02
Pecluma	40	20
Phlebodium	04	03
Pleopeltis	90	19
Polypodium	40	02
Serpocaulon	40	11
Stenogrammitis	31	05
Terpsichore	12	06
Zygophlebia	20	01

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Almeida, T. E. *Estudos sistemáticos e filogenéticos no gênero Microgramma C. Presl (Polypodiaceae-Polypodiopsida)* (Tese). UFMG, 2014.

Assis, F. C. *Estudos filogenéticos e taxonômicos no gênero Pecluma M.G.Price (Polypodiaceae-Polypodiopsida)* (Tese). UFMG, 2015.

Assis, F.C. et al. "Polypodiaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91537>. Acesso em: 19 jan. 2023.

Bishop, L. E. e Smith A. R. "Revision of the fern genus *Enterosora* (Grammitidaceae) in the New World". *Systematic Botany*, 1992, 17 (3), p. 345–362.

Hirai, R. Y. et al. "*Moranopteris*: a new neotropical genus of grammitid ferns (Polypodiaceae) segregated from Asian *Micropolypodium*". *Taxon*, 2011, 60 (4), p. 1123–1137.

Kessler, M. et al. "*Alansmia*, a new genus of grammitid ferns (Polypodiaceae) segregated from *Terpsichore*". *Brittonia*, 2011, 63(2), p. 233–244.

Labiak, P. H. e Prado, J. "Grammitidaceae (Pteridophyta) no Brasil com ênfase nos gêneros *Ceradenia*, *Cochlidium* e *Grammitis*". *Hoehnea*, 2003, *30(3), p.* 243–283.

Labiak, P. H. e Prado, J. "As espécies de *Melpomene* e *Micropolypodium* (Grammitidaceae – Pteridophyta) no Brasil". *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 2005, 23 (1), p. 51–69.

Labiak, P. H. e Prado, J. "As espécies de *Terpsichore* A.R. Sm. e *Zygophlebia* L.E. Bishop (Grammitidaceae) do Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2005, 19 (4), p. 867–887.

Labiak, P. H. e Prado, J. "As espécies de *Lellingeria* A.R. Sm. e R.C. Moran (Grammitidaceae – Pteridophyta) do Brasil". *Revista Brasileira de Botânica*, 2005, 28 (1), p. 1–22.

Labiak, P. H. e Prado, J. "New Combinations in *Serpocaulon* and a provisional key for the Atlantic Rain forest species". *American Fern Journal*, 2008, 98 (3), p. 139–159.

Labiak, P. H. et al. "*Leucotrichum*, a new fern genus from the Neotropics". *Taxon*, 2010, 59(3), p. 911–921.

Labiak, P. H. "*Stenogrammitis*, a new genus of grammitid ferns segregated from *Lellingeria* (Polypodiaceae)". *Brittonia*, 2011, 63 (1), p. 139–149.

Labiak, P. H. et al. "Notes on the Taxonomy and Growth Habits of Three Species of *Campyloneurum* (Polypodiaceae) from Southeastern Brazil". *American Fern Journal*, 2017, 107, p. 1–20.

Lellinger, D. B. "A revision of the fern genus *Niphidium*". *American Fern Journal*, 1972, 62(4), p. 101–120.

León, B. *A taxonomic revision of the fern genus Campyloneurum (Polypodiaceae)* (Tese). Aarhus Universitet, 1993.

Moran, R. C. e Labiak, P. H. "The 1-pinnate species of *Campyloneurum* (Polypodiaceae)". *Brittonia*, 2016, 69, p. 186–196.

Salino, A. et al. "*Polypodium* s.s. (Polypodiaceae) in Brazil". *Phytotaxa*, 2019, 392, p. 157–162.

Sanín, D. *Taxonomic revision of Serpocaulon (Polypodiaceae), and phylogenetic inference of Serpocaulon tayronae* (Tese). Universidade Federal de Minas Gerais, 2020.

Smith, A. R. e Tejero-Díez, J. D. "*Pleopeltis* (Polypodiaceae), a redefinition of the genus and nomenclatural novelties". *Botanical Sciences*, 2014, 92 (1), p. 43–58.

Smith, A. R. et al. "*Serpocaulon* (Polypodiaceae), a new genus segregated from *Polypodium*". *Taxon*, 2006, 55 (4), p. 919–930.

Sota, E. R. de la. "Revision de las especies americanas del grupo *Polypodium squamatum* L.: Polypodiaceae (s.str)". *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Botânica,* 1966, 10 (47), p. 69–186.

Sota, E. R. de la. "Las especies escamosas del genero *Polypodium* L. (s.str.) en Brasil". *Revista del Museo de La Plata*, 1965, 9, p. 243–271.

Souza, F. S. *Estudos filogenéticos e taxonômicos em Pleopeltis Humb. e Bonpl. ex Willd. (Polypodiaceae-Polypodiopsida)* (Tese). Universidade Federal de Minas Gerais, 2019.

Tejero-Díez, J. D. et al. "A hybrid *Phlebodium* (Polypodiaceae, Polypodiophyta) and its influence on the circumscription of the genus". *American Fern Journal*, 2009, 99 (2), p. 109–116.

Figura 14: A – *Campyloneurum* sp.; B – *Cochlidium serrulatum* (Sw.) L.E.Bishop; C – *Microgramma* geminata (Schrad.) R.M.Tryon & A.F. Tryon; D – *Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger

Fonte: A, B, D: Góes-Neto); C: Almeida.

3.29. Psilotaceae

Plantas epífitas, terrícolas ou rupícolas. Caule subterrâneo, dicotomicamente ou lateralmente ramificado, com rizoides. Raízes ausentes. Ramos aéreos dicotomicamente ramificados, eretos ou pendentes, quadrangulares. Frondes verdadeiras ausentes, enações escamiformes presentes. Esporângios agrupados em 2 ou 3, formando um sinângio séssil, de parede espessa, subtendido por enações bilobadas. Esporos hialinos, monoletes.

Família monofilética, com dois gêneros e 17 espécies (PPG I, 2016; Pryer et al., 2004). No Brasil ocorre apenas *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv. (Gissi, 2023), que pode ser encontrado em todo o país, com maior frequência na Amazônia e Pantanal (figura 16 B). O gênero tem distribuição pantropical e apresenta duas espécies (Mickel e Smith, 2004).

Gênero nativo no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Psilotum	02	01

Literatura para identificar o gênero e a espécie ocorrentes no Brasil

Arana, M. D. "Familia PSILOTACEAE J. W. Griff. & Henfr.". In Zuloaga, F. O. e Belgrano, M. J. (Orgs.). *Flora Vascular de la República Argentina – Volumen 2*. Instituto de Botánica Darwinion – CONICET, 2017, 272–273.

Gissi, D.S. "Psilotaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91790>. Acesso em: 19 jan. 2023

Sehnem, A. "Psilotáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1979, p. 1–7.

Windisch, P. G. 1997. "Pteridófitas do Estado de Mato Grosso: Psilotaceae". *Bradea*, 8, p. 57–60.

Figura 15: A – *Pecluma* sp.; B – *Phlebodium decumanum* (Willd.) J.Sm.; C – *Pleopeltis desvauxii* (Klotzsch) Salino; D – *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R.Sm.

Fonte: A: F.S. Souza; B-D: Góes-Neto.

3.30. Pteridaceae

Plantas terrícolas, rupícolas, epífitas ou raramente aquáticas. Caule ereto a decumbente, curto a longo-reptante, coberto por escamas e/ou tricomas. Frondes monomorfas a dimorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com 1, 3 ou mais feixes vasculares na base. Lâmina simples e inteira a 4-pinada, podendo ser ainda pedada, radiada ou palmada. Nervuras livres, bifurcadas ou raramente anastomosadas. Soros ao longo das nervuras, submarginais ou marginais, geralmente lineares ou, ainda, acrosticoides. Esporângios pedicelados, com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Indúsio ausente ou com falso-indúsio. Esporos monoletes ou triletes.

Família monofilética, com 53 gêneros e 1.211 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição tropical e subtropical. São registradas 214 espécies para o Brasil em 24 gêneros (Smith-Braga et al, 2023)[5] que ocorrem em todo o país em praticamente todas as formações vegetacionais. Dois gêneros (*Pellaea* e *Pteris*) apresentam espécies exóticas naturalizadas no Brasil (figuras 16 C-D, 17, 18, 19).

Chave para os gêneros de Pteridaceae ocorrentes no Brasil

1a. Frondes bifurcadas	***Hecistopteris***
1b. Frondes de outras formas, nunca bifurcadas	**2**
2a. Frondes férteis simples e inteiras; escamas do caule clatradas	**3**
2b. Frondes férteis de formas variadas, raramente simples e inteiras; escamas do caule não clatradas ou o indumento do caule composto exclusivamente por tricomas	**6**
3a. Lâmina de até 5 mm de largura com duas fileiras de aréolas; soros com paráfises	**4**
3b. Lâmina de, no mínimo, 6 mm de largura (geralmente com mais de 9 mm) com três ou mais fileiras de aréolas (ou duas fileiras e neste caso, sem paráfises); soros com ou sem paráfises	**5**
4a. Célula apical das paráfises estreita; frondes com 4 mm ou menos de largura	***Vittaria***

[5] Na atualidade mais um gênero é aceito para a família no país segundo Smith-Braga et al. 2023 (FFB)

4b. Célula apical das paráfises em forma de funil; frondes com mais de 4 mm de largura	***Radiovittaria***
5a. Paráfises presentes; esporos reniformes e monoletes	***Ananthacorus***
5b. Paráfises ausentes; esporos tetraédricos e triletes	***Polytaenium***
6a. Margem dos segmentos férteis modificada (falso-indúsio)	7
6b. Margem dos segmentos férteis não ou raramente modificada, nunca cobrindo os soros (não funciona como indúsio)	**16**
7a. Esporângios distantes entre si, sobre as nervuras, em uma lâmina 1-pinada ou mais dividida; plantas aquáticas flutuantes ou fixas em terreno lodoso	***Ceratopteris***
7b. Esporângios contíguos, em grupos compactos, ou às vezes, um a poucos esporângios nas extremidades das nervuras, ou, ainda, espalhados sobre uma lâmina simples e inteira; plantas de ambientes terrestres, nunca aquáticas	**8**
8a. Soros com paráfises	***Pteris***
8b. Soros sem paráfises	**9**
9a. Indúsio com nervuras	***Adiantum***
9b. Indúsio sem nervuras	**10**
10a. Frondes 1-3-pinadas, imparipinadas, a maioria ou todos os últimos segmentos sésseis a pedunculados ; 1 feixe vascular na base do pecíolo	**11**
10b. Frondes inteiras, pedadas, palmadas ou radiadas, ou ainda 1-pinadas ou mais divididas; se 1-pinadas ou mais divididas o ápice da lâmina gradual a abruptamente reduzido (não imparipinado), se 1-pinada ou mais dividida e imparipinada, então com 3 feixes vasculares na base do pecíolo últimos segmentos frequentemente unidos ou adnatos	**12**
11a. Indúsio gradualmente e pouco a moderadamente diferenciado da margem laminar	***Pellaea***
11b. Indúsio abrupta e claramente diferenciado da margem laminar	***Ormopteris***

12a. Frondes inteiras, trilobadas, sagitadas, palmadas ou pedadas, não farináceas; pecíolo cilíndrico ou raramente achatado	**13**
12b. Frondes pinadas ou radiadas ou, se pedadas, então a lâmina farinácea ou o pecíolo sulcado	**14**
13a. Pecíolo com dois feixes vasculares próximo à base; escamas do caule lineares a linear-lanceoladas	***Lytoneuron***
13b. Pecíolo com um feixe vascular próximo à base; escamas do caule lanceoladas a ovado-lanceoladas	***Doryopteris***
14a. Eixos da lâmina sulcados, muitos ou todos os últimos segmentos subsésseis ou pedunculados e assimétricos	***Adiantopsis***
14b. Eixos da lâmina cilíndricos ou achatados; se sulcados, então os últimos segmentos adnatos ou simétricos	**15**
15a. Hidatódios presentes na face adaxial dos últimos segmentos (nervuras espessadas nas extremidades); esporos equinados, granulosos ou verrucosos	***Cheilanthes***
15b. Hidatódios ausentes na face adaxial dos últimos segmentos (nervuras sem espessamento nas extremidades); esporos cristados a rugulosos	***Myriopteris***
16a. Esporângios sobre as nervuras anastomosadas e nos espaços entre as nervuras (acrosticoides)	**17**
16b. Esporângios apenas sobre as nervuras, sobre um receptáculo vascularizado ou uma comissura vascularizada	**18**
17a. Frondes estéreis inteiras, densamente escamosas, formando uma roseta	***Trachypteris***
17b. Frondes estéreis 1-pinadas, glabras ou levemente pubescentes	***Acrostichum***
18a. Caule levemente desenvolvido, sem frondes de anos anteriores	**19**
18b. Caule bem desenvolvido, com frondes de anos anteriores	**20**
19a. Caule com tricomas	***Anogramma***
19b. Caule com escamas	***Pityrogramma***

20a. Frondes simples e inteiras	***Pterozonium***
20b. Frondes 1-pinadas ou mais recortadas ou palmadas	**21**
21a. Caule com tricomas	**22**
21b. Caule com escamas	**23**
22a. Raque cor-de-palha; pecíolos geralmente bicolores; ambas as faces da lâmina com tricomas glandulares; frondes eretas, arcuadas ou decumbentes	***Tryonia***
22b. Raque marrom; pecíolos geralmente concolores; ambas as faces da lâmina com tricomas não glandulares; frondes eretas, arcuadas, semiescandentes, escandentes ou recumbentes	***Jamesonia***
23a. Frondes 1-pinadas com pinas sem costa	***Pterozonium***
23b. Frondes mais recortadas ou palmadas, se 1-pinadas, então, as pinas são costadas	**24**
24a. Lâmina sem indumento farináceo na face abaxial	***Hemionitis***
24b. Lâmina com indumento farináceo esbranquiçado ou amarelado na face abaxial	**25**
25a. Pecíolo com dois feixes vasculares na porção basal	***Pityrogramma***
25b. Pecíolo com um feixe vascular na porção basal	***Argyrochosma***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Acrostichum	03	02
Adiantopsis	35	15
Adiantum	225	65
Ananthacorus	01	01
Anogramma	05	01
Argyrochosma	20	01
Ceratopteris	06	02
Cheilanthes	100	13
Doryopteris	24	21
Hecistopteris	03	02

Hemionitis	05	04
Jamesonia	50	09
Lytoneuron	16	16
Myriopteris	44	01
Ormopteris	06	05
Pellaea	40	02
Pityrogramma	20	04
Polytaenium	10	05
Pteris	250	24
Pterozonium	14	05
Radiovittaria	10	02
Trachypteris	04	01
Tryonia	04	04
Vittaria	07	03

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Della, A. P. e Prado, J. "*Jamesonia* (Pteridaceae) in Brazil". *Biota Neotropica*, 2020, 20, e20200986.

Della, A. P. e Prado, J. "*Tryonia* (Pteridaceae) in Brazil". *Brazilian Journal of Botany*, 2020, 43, p. 341–354.

Giudice, G. E. "Revisión del grupo *Adiantum lunulatum* (Pteridaceae-Pteridophyta) em América". *Boletin de la Sociedad Argentina de Botánica*, 2001, 36, p. 131–140.

Link-Pérez, M. A. e Hickey, R. J. "Revision of *Adiantopsis radiata* (Pteridaceae) with descriptions of new taxa with palmately compound laminae". *Systematic Botany*, 2011, 36, p. 565–582.

Lloyd, R. M. "Systematics of the genus *Ceratopteris* Brongn. II. Taxonomy". *Brittonia*, 1974, 26, p. 139–160.

Nonato, F. R. e Windisch, P. G. "Vittariaceae (Pteridophyta) do Sudeste do Brasil". *Revista Brasileira de Botânica*, 2004, 27, p. 149–161.

Lellinger, D. B. "*Pterozonium*". In Maguire, B. et al. (Eds.). *The Botany of the Guiana Highland. New York Botanical Garden, 1967, v. 17, p. 223. (Memoirs of the New York Botanical Garden, part VII).*

Lellinger, D. B. "Common and confusing bipinnate-dimidiate Adiantums of Tropical America". *American Fern Journal*, 1991, 81, p. 99–102.

Lellinger, D. B. e Prado, J. "The group of *Adiantum gracile* in Brazil and environs". *American Fern Journal*, 2001, 91, p. 1–8.

Prado, J. 2003. "New species in *Adiantum* in Brazil". *American Fern Journal*, 93, p. 76-80.

Prado, J. e Windisch, P. G. "The genus *Pteris* L. (Pteridaceae) in Brazil". *Boletim do Instituto de Botânica*, 2000, 19, p. 103–199.

Prado, J. et al. "Taxonomic and nomenclatural notes concerning *Ormopteris* and *Pellaea* (Pteridaceae) in Brazil". *Brittonia*, 2017, 69, p. 313–315.

Smith-Braga, N. S. e Schwartsburd, P. B. "*Lytoneuron* (Pteridaceae) of Minas Gerais and Espírito Santo, Brazil, including three new combinations and descriptions of two new taxa". *Brittonia,* 2020, XX, 1-19.

Smith-Braga, N.S. et al. "Pteridaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91793>. Acesso em: 19 jan. 2023.

Sundue, M. A. et al. "*Adiantum camptorachis* (Pteridaceae), a new species from South America with notes on the taxonomy of related species from the Southern Cone and Bolivia". *American Fern Journal*, 2010, 100, p. 195–206.

Tryon, A. F. "A monograph of the fern genus *Jamesonia*". *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 1962, 191, p. 109–197.

Tryon, A. F. "A monograph of the fern genus *Eriosorus*". *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 1970, 200, p. 54–174.

Tryon, R. M. "A revision of the genus *Doryopteris*". *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 1942, 143, p. 1–79.

Tryon, R. M. "Taxonomic fern notes. II. *Pityrogramma* (including *Trismeria*) and *Anogramma*". *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 1962, 189, p. 52–76.

Yesilyurt, J. C. et al. "Identifying the generic limits of the Cheilanthoid genus *Doryopteris*". *Phytotaxa*, 2015, 221, p. 101–122.

Winter, S. L. S. et al. "O gênero *Adiantum* (Pteridaceae) no estado do Rio de Janeiro, Brasil". *Rodriguésia*, 2011, 62, p. 663–681.

Figura 16: A – *Alansmia reclinata (Brack.) Moguel & M. Kessler*; B – *Psilotum nudum (L.) P. Beauv.*; C – *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch.; D – *Acrostichum danaeifolium Langsd. & Fisch.*, detalhe do soro acrosticoide

Fonte: A: Dittrich; B-D: Góes-Neto.

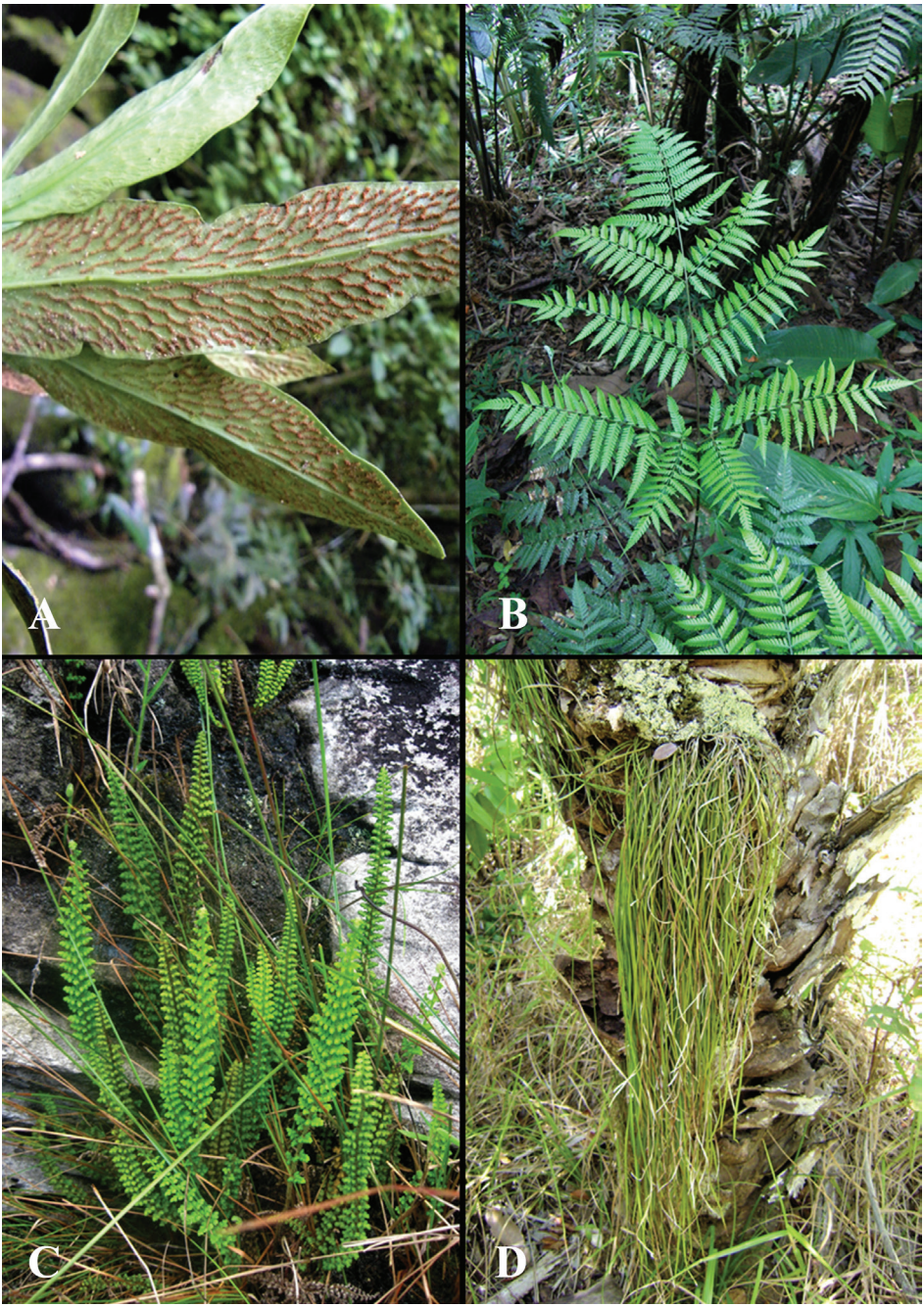
Figura 17: A – *Adiantopsis radiata* (L.) Fée; B – *Adiantum* sp.; C – *Lytoneuron ornithopus* (Mett. ex Hook. & Baker) Yesilyurt; D – *Hecistopteris pumila* (Spreng.) J.Sm.

Fonte: A: J.M. Costa; B, D: Góes-Neto; C: Dittrich.

Figura 18: A – *Hemionitis palmata* L.; B – *Jamesonia brasiliensis* Christ; C – *Ormopteris* sp.; D – *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link

Fonte: A: Almeida; B, C: Dittrich; D: Góes-Neto.

Figura 19: A – *Polytaenium guayanense* (Hieron.) Alston; B – *Pteris deflexa* Link; C – *Tryonia sellowiana* (Kuhn) Schuettp., J.Prado & A.T. Cochran; D – *Vittaria lineata* (L.) Sm.



Fonte: A: Almeida; B-C: Dittrich; D: Góes-Neto.

3.31. Saccolomataceae

Plantas terrícolas ou rupícolas. Caule ereto, com escamas persistentes e tricomas inconspícuos. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina 1-4 pinada. Nervuras livres, simples ou ramificadas. Soros marginais ou submarginais, arredondados, lineares ou oblongos. Indúsio presente e geralmente em forma de cone. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos triletes.

Família com apenas um gênero, *Saccoloma*, com cerca de 18 espécies (PPG I, 2016). No Brasil, ocorrem seis espécies (Schwartsburd, 2023) que são encontradas principalmente em formações florestais da Amazônia e da Floresta Atlântica (figuras 20 A-B).

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Saccoloma	18	06

Literatura para identificar o gênero e as espécies ocorrentes no Brasil

Assis, F. C. e Salino, A. "Dennstaedtiaceae (Polypodiopsida) no Estado de Minas Gerais, Brasil". *Rodriguésia*, 2011, 62 (1), p. 11–33.

Lima, L. V. et al. "Contribuições para a flora de samambaias da Serra dos Carajás, Pará, Brasil". *Rodriguésia*, 2019, 70, e00932018.

Rojas, A. "Novelties in the *Saccoloma inaequale* complex (Saccolomataceae) from the neotropics". *Metodos en Ecologia y Sistematica*, 2010, 5, p. 1–16.

Schwartsburd, P.B. "Saccolomataceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB92021>. Acesso em: 19 jan. 2023.

Sehnem, A. "Pteridáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1972, p. 12–44.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America*. New York: Springer–Verlag New York, 1982.

3.32. Salviniaceae

Plantas aquáticas flutuantes. Caule reptante, delgado, dicotomicamente ramificado, com tricomas; raízes delgadas, ausentes em *Salvinia*. Frondes dimorfas, sésseis, alternas, crescendo em verticilos de três, consistindo em duas frondes

flutuantes e uma fronde submersa ramificada (*Salvinia*), ou em verticilos de duas frondes, igualmente lobadas, um superior, aéreo, fotossintetizante, e o outro, inferior, flutuante, em sua maior parte aclorofilado (*Azolla*). Pecíolo não articulado com o caule. Nervuras livres (*Azolla*) ou anastomosadas (*Salvinia*). Tricomas unicelulares presentes nas frondes de *Azolla*; em *Salvinia*, superfície adaxial das frondes flutuantes cobertas por tricomas ramificados, repelentes à água; partes submersas cobertas por tricomas unisseriados. Soros com indúsio, crescendo sobre o lobo da fronde submersa ou em uma ramificação desta; esporângios sem ânulo, indeiscentes, de dois tipos, megasporângios (produzindo um ou mais megásporos) e microsporângios (produzindo numerosos micrósporos). Esporos triletes.

Família monofilética (Nagalingum et al., 2008), com dois gêneros e 21 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição subcosmopolita, com a maior parte das espécies ocorrendo na região tropical (Smith et al., 2006). Ambos os gêneros ocorrem na região neotropical e no Brasil, onde há registro de 13 espécies (Pena et al., 2023). No Brasil, as Salviniaceae ocorrem em corpos d'água e áreas alagáveis associadas a formações florestais e vegetação aquática em todos os Domínios fitogeográficos (figura 20 C-D).

Chave para os gêneros ocorrentes no Brasil

1a. Frondes em verticilos de três, consistindo em duas flutuantes e uma submersa ramificada; frondes flutuantes com nervuras anastomosadas e superfície adaxial coberta por tricomas ramificados	***Salvinia***
1b. Frondes em verticilos de duas, igualmente lobadas; uma superior, aérea, fotossintetizante, a outra inferior, flutuante, em sua maior parte aclorofilada; frondes flutuantes com nervuras livres e superfície adaxial coberta por tricomas simples	***Azolla***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Azolla	09	03
Salvinia	12	10

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Evrard, C. e Van Hove, C. "Taxonomy of the American *Azolla* species (Azollaceae): a critical review". *Systematics and Geography of Plants*, 2004, 74 (2), p. 301–318.

Miranda, C. V. e Schwartsburd, P. B. "*Salvinia* (Salviniaceae) in southern and southeastern Brazil — including new taxa, new distribution records, and new morphological characters". *Brazilian Journal of Botany*, 2019, 42, p. 1–18.

Pena et al. "Salviniaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB92032>. Acesso em: 19 jan. 2023.

Sota, E. R. de la. "Contribución al conocimiento de las Salviniaceae neotropicales, I-III". *Darwiniana*, 1962, 12, p. 465–520.

Sota, E. R. de la. "Contribución al conocimiento de las Salviniaceae neotropicales, IV". *Darwiniana*, 1963, 12, p. 612–623.

Sota, E. R. de la. "Contribución al conocimiento de las Salviniaceae neotropicales, V". *Darwiniana*, 1964, 13, p. 529–536.

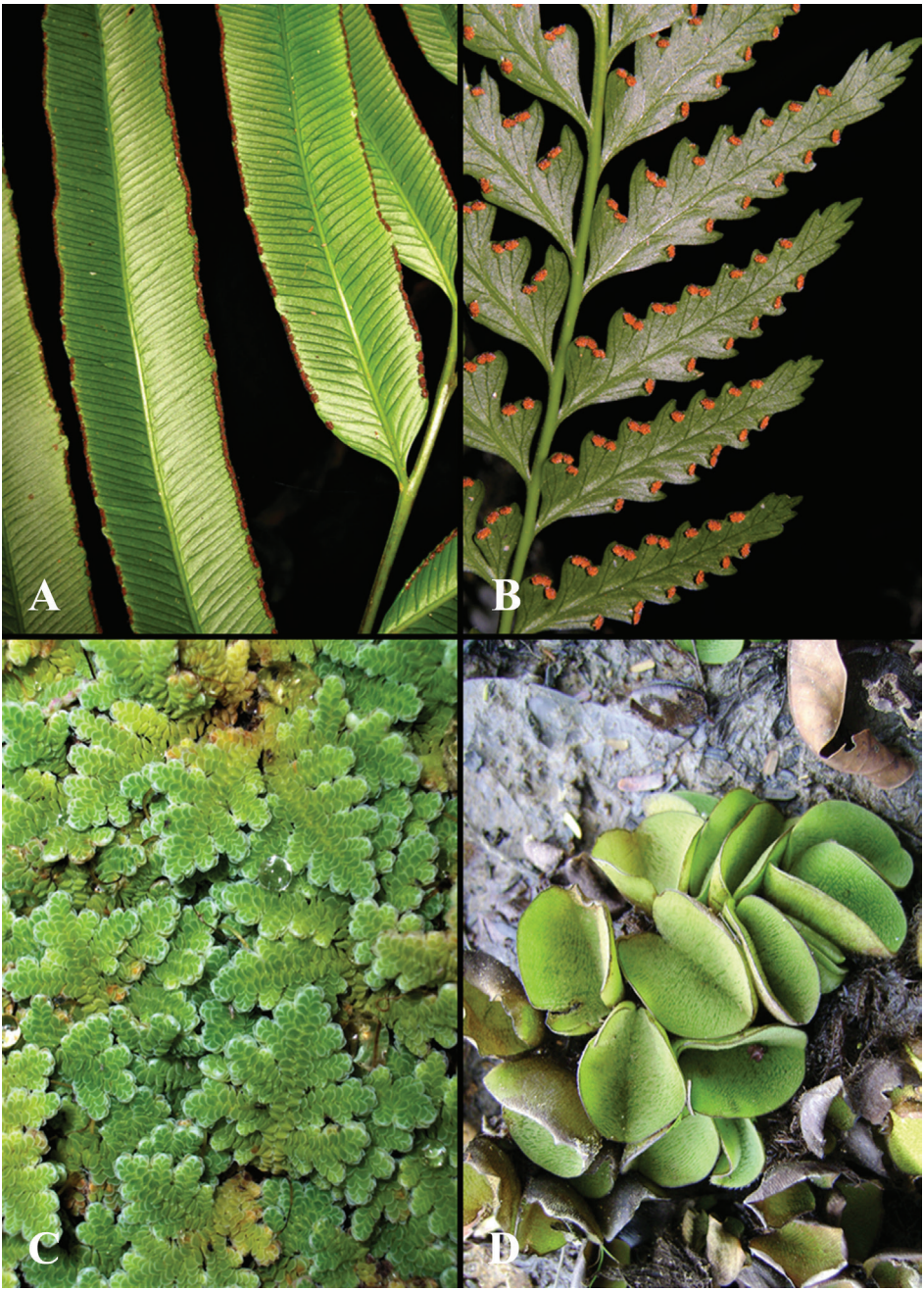
Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America*. New York: Springer–Verlag New York, 1982.

3.33. Schizaeaceae

Plantas geralmente terrícolas, raramente rupícolas. Caule ereto a ascendente, recoberto por tricomas. Frondes monomorfas a dimorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina indivisa, linear ou flabelada, inteira ou dicotomicamente ramificada, 1-5-furcada. Nervuras livres, geralmente ramificadas. Indumento ausente ou composto de tricomas. Soros sem indúsio, dispostos em soróforos (segmentos férteis) no ápice da lâmina, pinatífidos (*Schizaea*) ou digitados a subdigitados (*Actinostachys*). Esporângios sésseis com ânulo apical. Esporos monoletes.

Família monofilética (Wikström et al., 2002), com dois gêneros e 35 espécies (PPG I, 2016). Apresenta distribuição pantropical (Smith et al., 2006), com ambos os gêneros ocorrendo no Neotrópico. No Brasil, ocorrem 11 espécies distribuídas nos dois gêneros (Santiago e Almeida, 2023), ocorrendo nos Domínios da Amazônia, Cerrado e Floresta Atlântica, tanto em ambientes florestais quanto em ambientes abertos (campinaranas, campos de várzea, restingas etc.). A maior diversidade está associada ao Domínio Amazônico, em áreas de floresta de terra firme e campinaranas (figura 21).

Figura 20: A – *Saccoloma elegans* Kaulf., detalhe dos soros e da venação; B – *Saccoloma inaequale* (Kunze) Mett., detalhe dos soros e da venação; C – *Azolla* sp.; D – *Salvinia auriculata* Aubl.



Fonte: A, C: Dittrich; B: Almeida; D: Góes-Neto.

Chave para os gêneros de Schizaeaceae ocorrentes no Brasil

1a. Esporângios sobre curtos (< 2 cm) ramos curvos com segmentos pinadamente arranjados na ponta de uma lâmina filiforme ou esporângios nas margens de uma lâmina dicotômica ou em forma de leque	***Schizaea***
1b. Esporângios sobre longos (> 2 cm) segmentos digitalmente arranjados e dispostos na ponta de uma lâmina estéril e não dividida	***Actinostachys***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Actinostachys	15	02
Schizaea	20	09

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Brade, A. C. "Contribuição ao conhecimento das espécies brasileiras do gênero *Schizaea,* com especial referência às espécies do Brasil austral". *Bradea*, 1972, 26, p. 285–300.

Santiago, A.C.P. e Almeida, T.E. Schizaeaceae in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB92037>. Acesso em: 19 jan. 2023

Takeuchi, M. "O gênero *Schizaea* na Amazônia". *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 1960, 5, p. 1–26.

3.34. Tectariaceae

Plantas terrícolas ou rupícolas. Caule curto-reptante a ascendente, com escamas. Frondes monomorfas, raramente dimorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina simples, 1-pinada ou 2-3-pinado-pinatífida, com tricomas nos eixos principais e nervuras e, muitas vezes, no tecido laminar, especialmente na raque e costa da superfície adaxial. Nervuras livres ou anastomosadas, com ou sem vênulas inclusas. Indúsio presente, peltado ou não. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética (Zhang et al., 2016), com sete gêneros e cerca de 250 espécies (PPG I, 2016). Possui distribuição pantropical (Zhang et al., 2016), com a maioria das espécies ocorrendo nos Paleotrópicos. No Brasil, até o momento, são conhecidas 15 espécies (Costa et al., 2023), distribuídas, principalmente, na região amazônica e Floresta Atlântica (figura 22).

Chave para identificação dos gêneros de Tectariaceae ocorrentes no Brasil

1a. Nervuras anastomosadas	**2**
1b. Nervuras livres	**3**
2a. Frondes pinatífidas; raque amplamente alada em toda a extensão	***Draconopteris***
2b. Frondes 1-pinadas ou 2-3-pinado-pinatífidas; raque não alada, se alada, apenas no terço superior da lâmina	***Tectaria***
3a. Pecíolo preto; raque amplamente alada	***Hypoderris***
3b. Pecíolo paleáceo a castanho, nunca preto; raque não alada	***Triplophyllum***

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Draconopteris	01	01
Hypoderris	03	01
Tectaria	200	06
Triplophyllum	20	07

Literatura para identificar gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Costa, J. M. *Estudo taxonômico do gênero Tectaria Cav. (Tectariaceae – Polypodiopsida) na América do Sul* (Tese). UFMG, 2016.

Costa, J.M. et al. "Tectariaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB92127>. Acesso em: 19 jan. 2023

Góes-Neto, L. A. A. et al. "Tectariaceae (Polypodiopsida) do Corredor de Biodiversidade do Norte do Pará, Brasil". *Biota Amazônia*, 2016, 6, p. 20–25.

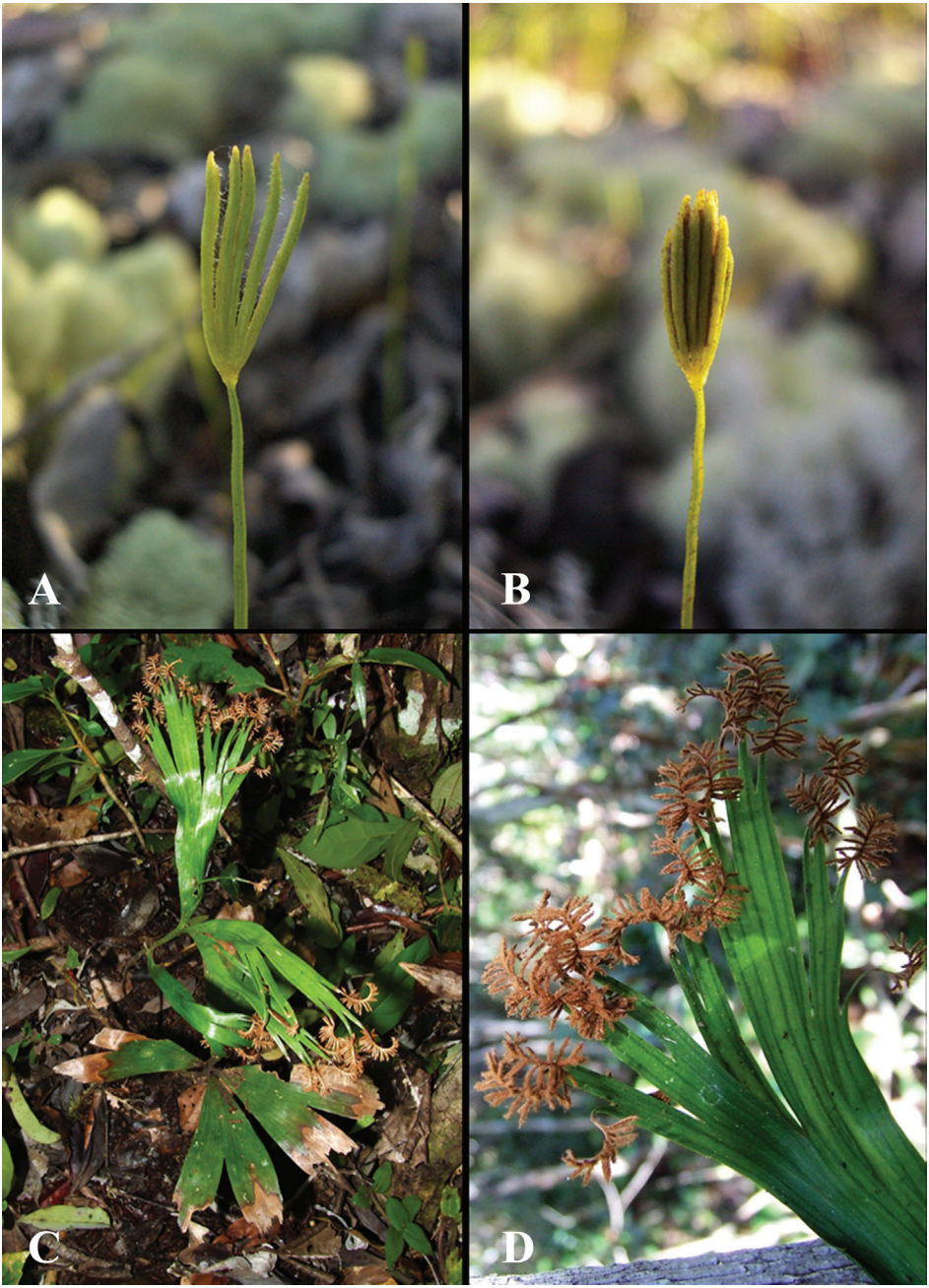
Moran, R.C. et al. "The phylogenetic relationship of *Tectaria brauniana* and *Tectaria nicotianifolia*, and the recognition of *Hypoderris* (Tectariaceae)". *Systematic Botany*, 2014, 39, p. 384–395.

Prado, J. e Moran, R. C. "Revision of the neotropical species of *Triplophyllum* (Tectariaceae)". *Brittonia*, 2008, 60, p. 103–130.

Sehnem, A. "Aspidiáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1979, p. 328–355.

Zhang, L. et al. "Circumscription and phylogeny of the fern family Tectariaceae based on plastid and nuclear markers, with the description of two new genera: *Draconopteris* and *Malaifilix* (Tectariaceae)". *Taxon*, 2016, 65 (4), p. 723–738.

Figura 21: A – *Actinostachys pennula* (Sw.) Hook., detalhe dos soróforos; B – *Actinostachys pennula*, detalhe dos soróforos; C – *Schizaea elegans* (Vahl) Sw.; D – *Schizaea elegans*, detalhe dos soróforos



Fonte: A, B: Dittrich; C, D: J.M. Costa.

Figura 22: A – *Hypoderris brauniana* (H. Karst.) F.G. Wang & Christenh.; B – *Tectaria* sp.; C – *Tectaria trinitensis* Maxon; D – *Triplophyllum* sp.

Fonte: A: Almeida; B-D: J.M. Costa.

3.35. Thelypteridaceae

Plantas geralmente terrícolas, raramente rupícolas. Caule ereto, decumbente ou reptante, geralmente com escamas. Frondes monomorfas, raramente subdimorfas. Pecíolo não articulado com o caule, com dois feixes vasculares em forma de cavalo marinho na base, que se unem em um feixe em forma de U na porção distal. Lâmina 1-pinada a 1-pinado-pinatífida, raramente 2-pinado-pinatífida, simples ou pinatífida. Nervuras livres ou anastomosadas. Tricomas aciculares simples, ramificados ou estrelados, unicelulares ou pluricelulares, presentes em várias partes das frondes. Soros geralmente arredondados, raramente lineares ou oblongos, com ou sem indúsio. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética (Almeida et al., 2016; He e Zhang, 2012; Smith e Cranfill, 2002), com duas subfamílias, 30 gêneros e 1034 espécies (PPG I, 2016). Possui distribuição quase cosmopolita, porém com a maior parte das espécies em regiões tropicais e subtropicais (Smith et al., 2006). Dos 30 gêneros, oito apresentam espécies nativas na região neotropical. No Brasil, ocorrem 9888 espécies distribuídas em sete gêneros nativos e dois naturalizados (Salino et al., 2023)[6], sendo mais abundantes em formações florestais da Floresta Atlântica e Amazônia (figuras 23, 24).

Chave para os gêneros de Thelypteridaceae ocorrentes no Brasil

1a. Frondes 2-pinado-pinatífidas; eixos sem sulcos na face adaxial	***Macrothelypteris***
1b. Frondes 1-pinadas a 1-pinado-pinatífidas, raramente simples e inteira ou 2-pinadas; eixos com sulcos na face adaxial	**2**
2a. Tricomas bifurcados ou estrelados presentes na raque e costa, e/ou nas escamas do ápice dos caules, podendo estar presentes em outras partes das frondes	***Goniopteris***
2b. Tricomas bifurcados ou estrelados ausentes	**3**
3a. Frondes 1-pinadas, raramente simples; pinas inteiras ou com as margens serrilhadas ou onduladas, raramente levemente lobadas; nervuras regularmente anastomosadas, aréolas 3-25 fileiras entre a costa e as margens da pina	***Meniscium***

[6] Na atualidade, mais três gêneros são aceitos para a família no País (Salino et al., 2023).

3b. Frondes 1-pinado-pinatífidas, raramente 2-pinadas; incisão das pinas 1/3 ou maior que a distância entre a costa e a margem da pina; nervuras se unindo na margem acima do enseio, ou conivente no enseio, ou com 1 ou mais pares de nervuras anastomosadas abaixo do enseio	**4**
4a. Esporângios setosos; soros alongados; indúsio ausente	***Steiropteris***
4b. Esporângios não setosos ou, se esporângios setosos (em três espécies de *Amauropelta*), então os soros são arredondados; soros arredondados, oblongos ou raramente alongados; indúsio ausente ou presente	**5**
5a. Nervuras basais de segmentos adjacentes geralmente unindo-se às margens acima do enseio	**6**
5b. Nervuras basais de segmentos adjacentes unindo-se ao enseio ou formando uma nervura excurrente que se une ao enseio	**7**
6a. Frondes com (1-) 2-20 pares de pinas proximais reduzidas, geralmente auriculiformes ou glanduliformes, raramente as pinas proximais não reduzidas	***Amauropelta***
6b. Frondes sem pinas proximais reduzidas ou, se presentes, então, 1-2 pares de pinas levemente menores que as demais	***Steiropteris***
7a. Caule longo-reptante com 3 m ou mais de comprimento, enegrecidos e sem escamas	***Cyclosorus***
7b. Caule curto-reptante, decumbente ou ereto, marrom claro, com escamas conspícuas, pelo menos no ápice	**8**
8a. Quilha cartilaginosa (falsa nervura) presente abaixo do enseio, estendendo-se em direção à costa, mas não se unindo a essa; aeróforos geralmente presentes na base das pinas, ausentes em algumas espécies; indúsio presente ou ausente	***Steiropteris***
8b. Quilha cartilaginosa ausente abaixo do enseio; aeróforos ausentes na base das pinas; indúsio presente	**9**

9a. Glândulas amareladas sésseis presentes ao longo das nervuras, cóstulas e entre os esporângios	***Amblovenatum***
9b. Glândulas ausentes ou, se presentes, curto-pediceladas e nunca entre os esporângios	***Christella***

Gêneros nativos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Amauropelta	215	33
Christella	70	06
Cyclosorus	02	01
Goniopteris	120	38
Meniscium	27	12
Steiropteris	22	07

Gêneros introduzidos no Brasil

Gêneros	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Amblovenatum	12	01
Macrothelypteris	10	01

Literatura para identificar os gêneros e espécies ocorrentes no Brasil

Fernandes, R. S. e Salino, A. "A new species and a new combination in *Meniscium* (Thelypteridaceae) from Brazil". *Phytotaxa*, 2016, 273 (3), p. 175–182.

Moura, I. O. et al. "Two new species of *Goniopteris* (Thelypteridaceae) from Brazil". *Brittonia*, 2016, 68, p. 448–454.

Ponce, M. M. "Las especies austrobrasileñas de *Thelypteris* subg. *Amauropelta* (Thelypteridaceae – Pteridophyta)". *Darwiniana*, 1995, 33, p. 257–283.

Ponce, M. M. "Sinopsis de las Thelypteridaceae de Brasil Central y Paraguay". *Hoehnea*, 2007, 24(3), p. 283–333.

Salino, A. *Estudos taxonômicos na família Thelypteridaceae (Polypodiopsida) no Estado de São Paulo, Brasil*. (Tese). Universidade Estadual de Campinas, 2000.

Salino, A. "Thelypteridaceae". In Cavalcanti, T. B. e Ramos, A. E. (Eds.). *Flora do Distrito Federal, Brasil.* Vol. IV. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2005.

Salino, A. et al. "Thelypteridaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB92151>. Acesso em: 20 jan. 2023.

Salino, A. e Semir, J. "Thelypteridaceae (Polypodiophyta) do estado de São Paulo: *Macrothelypteris* e *Thelypteris* subgêneros *Cyclosorus* e *Steiropteris*". *Lundiana*, 2002, 3, p. 9–27.

Salino, A. e Semir, J. "Notas sobre duas espécies de *Thelypteris* Schmidel (Thelypteridaceae – Pterophyta) do Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2003, 17 (4), p. 515–521.

Salino, A. e Semir, J. "*Thelypteris* subg. *Amauropelta* (Kunze) A.R. Sm. (Thelypteridaceae – Pterophyta) no estado de São Paulo, Brasil". *Lundiana*, 2004a, 5 (2), p. 83–112.

Salino, A. e Semir, J. "*Thelypteris subg. Meniscium* (Thelypteridaceae – Pterophyta) no estado de São Paulo, Brasil". *Revista Brasileira de Botânica*, 2004b, 27, p. 103–114.

Salino, A. et al. "*Thelypteris indusiata* (Thelypteridaceae), a new fern species from Amazonian Brazil". *Phytotaxa*, 2014, 156, p. 279–284

Salino, A. et al. "New combinations in neotropical Thelypteridaceae". *Phytokeys*, 2015, 57, p. 11–50.

Figura 23: A – *Amauropelta pachyrrachis* (Kunze ex Mett.) Salino & T.E.Almeida; B – *Christella dentata* (Forssk.) Brownsey & Jermy; C – *Cyclosorus interruptus* (Willd.) H. Itô; D – *Goniopteris poiteana* (Bory) Ching

Fonte: A, D: Dittrich; B, C: Góes-Neto.

Figura 24: A – *Meniscium serratum* Cav.; B – *Meniscium serratum*, detalhe dos soros e das margens dos segmentos; C – *Steiropteris gardneriana* (Baker) Pic. Serm.; D – *Macrothelypteris torresiana* (Gaudich.) Ching

Fonte: A, B, D: Góes-Neto; C: Dittrich.

3.36. Woodsiaceae

Plantas terrícolas ou rupícolas. Caule ereto, decumbente ou curto-reptante com escamas persistentes. Frondes monomorfas. Pecíolo não articulado com o caule. Lâmina 1-pinada a 1-pinado-pinatissecta, raramente 2-pinado-pinatífida com ápice gradualmente reduzido. Nervuras livres. Soros arredondados. Indúsio presente e globoso. Esporângios pedicelados com ânulo vertical interrompido pelo pedicelo. Esporos monoletes.

Família monofilética (Rothfels et al., 2012), com apenas um gênero, *Woodsia*, com 39 espécies (PPG I, 2016) e com distribuição nas regiões temperadas do Norte e áreas elevadas dos trópicos (Mickel e Smith, 2004). No Brasil, ocorre apenas uma espécie, *Woodsia montevidensis* (Spreng.) Hieron. (Mynssen e Arana, 2023), restrita à Floresta Atlântica do Sudeste e Sul do país.

Gêneros nativos no Brasil

Gênero	Número de espécies	Número de espécies no Brasil
Woodsia	39	01

Literatura para identificar o gênero e a espécie ocorrentes no Brasil

Brown, D. F. M. K. 1964. "A monograph of the fern genus *Woodsia*". *Nova Hedwigia*, 16, p. 1–154.

Mynssen, C.M. e Arana, M.D. Woodsiaceae in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB92305>. Acesso em: 19 jan. 2023

Sehnem, A. "Aspidiáceas". In Reitz, R. (Ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1979, p. 1–356.

Tryon, R. M. e Stolze, R. G. "Pteridophyta of Peru – Part IV. 17. Dryopteridaceae". *Fieldiana: Botany,* 1991, 27, p. 1–176.

Agradecimentos

Agradecemos ao Dr. Julio A. Lombardi pela revisão crítica e sugestões ao manuscrito, assim como aos editores do livro por confiarem essa tarefa ao nosso grupo de pesquisa. A Jeferson Miranda Costa e Filipe Soares Souza pelas fotos cedidas para ilustrar o capítulo. Alexandre Salino, Thaís E. Almeida e André L. Gasper agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de produtividade.

Referências

Adjie, B. e Lestari, W. S. "A phylogenetic placement of dicksonioid fern *Calochlaena javanica* (Dicksoniaceae)". *Floribunda*, 2014, 5, p. 17–20.

Almeida, T. E. et al. "Towards a phylogenetic generic classification of Thelypteridaceae: Additional sampling suggests alterations of neotropical taxa and further study of paleotropical genera". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2016, 94, p. 688–700.

Arana, M. D. "Lycopodiaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae*. San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016a, p. 10–32.

Arana, M. D. "Equisetaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016b, p. 167–170.

Arana, M. D. "Marattiaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016c, p. 209–210.

Arana, M. D. "Marsileaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016d, p. 211–216.

Arana, M. D. "Nephrolepidaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae*. San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016e, p. 217–218.

Arana, M. D. "Psilotaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016f, p. 272–273.

Arana, M. D. "Salviniaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016g, p. 343–348.

Arana, M. D. e Mynssen, C. M. 2015. "*Cystopteris* (Cystopteridaceae) del cono sur y Brasil". *Darwiniana*, 2015, 3, p. 73–88.

Arana, M. D. e Mynssen, C. "Athyriaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae*. San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016a, p. 78–85.

Arana, M. D. e Mynssen, C. "Cystopteridaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016b, p. 111–113.

Arana, M. D. e Mynssen, C. "Woodsiaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016c, p. 385–388.

Arana, M. D. e Ponce, M. "Didymochlaenaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016a, p. 129–130.

Arana, M. D. e Ponce, M. "Osmundaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016b, p. 231–234.

Banks, J. A. "*Selaginella* and 400 million years of separation". *Annual Review of Plant Biology*, 2009, 60, p. 223–238.

BFG. The Brazil Flora Group. 2021. Coleção Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.

Christenhusz, M. J. M. et al. "Phylogenetic placement of the enigmatic fern genus *Dracoglossum*". *American Fern Journal*, 2013, 103, p. 131–138.

Cremers, G. e Kramer, K. U. "Dennstaedtiaceae". In Görts-van Rijn, A. R. A. (Ed.). *Flora of the Guianas Series B: Ferns and fern allies 4*. Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1991, p. 20–81.

Cremers, G. e Kramer, K. U. "Nephrolepidaceae". In Görts-van Rijn, A. R. A. (Ed.). *Flora of the Guianas Series B: ferns and fern allies 4*. Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1993a, p. 66–72.

Cremers, G. e Kramer, K. U. "Oleandraceae". In Görts-van Rijn, A. R. A. (Ed.). *Flora of the Guianas Series B: ferns and fern allies 4*. Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1993b, p. 73–76.

Cremers, G. et al. "Dryopteridaceae". In Görts-van Rijn, A. R. A. (Ed.). *Flora of the Guianas Series B: Ferns and fern allies 4*. Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1993b, p. 3–65.

Dittrich, V. A. O. et al. "Blechnaceae". In Cavalcanti T. B. e Ramos A. E. (Eds.). *Flora do Distrito Federal*. Vol. VI. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2007, p. 91–108.

Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < http://floradobrasil.jbrj.gov.br/ >. Acesso em: 20 jan. 2023.

Gasper, A. L. et al. "A classification for Blechnaceae (Polypodiales: Polypodiopsida): New genera, resurrected names, and combinations". *Phytotaxa*, 2016, 275, p. 191–227.

Gasper, A. L. et al. "Molecular phylogeny of the fern family Blechnaceae (Polypodiales) with a revised genus-level treatment". *Cladistics*, 2017, 33, p. 429–446.

Giacosa, J. P. R. "Anemiaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016a, p. 47–52.

Giacosa, J. P. R. "Blechnaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016b, p. 86–104.

Giacosa, J. P. R. "Lygodiaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016c, p. 207–208.

Giacosa, J. P. R. "Schizaeaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016d, p. 349–350.

Gonzalez, R. J. e Kessler, M. "A synopsis of the Neotropical species of *Sticherus* (Gleicheniaceae), with descriptions of nine new species". *Phytotaxa*, 2011, 31(1), p. 1–54.

He, L.-J. e Zhang, X.-C. "Exploring generic delimitation within the fern family Thelypteridaceae". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2012, *65,* p. 757–764.

Hickey, R. J. et al. "A Re-evaluation of *Isoetes savatieri* Franchet in Argentina and Chile". *American Fern Journal*, 2003, 93, 126–136.

Hovenkamp, P. H. e Miyamoto, F. "A conspectus of the native and naturalized species of *Nephrolepis* (Nephrolepidaceae) in the world". *Blumea*, 2005, 50, p. 279–322.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. I. General introduction and key to families". *Phytotaxa*, 2017a, 327, p. 57–89.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. V. Ophioglossaceae". *Phytotaxa,* 2017b, 327, p. 90–94.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. VI. Psilotaceae". *Phytotaxa,* 2017c, 327, p. 95–96.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. VII. Equisetaceae". *Phytotaxa,* 2017d, 327, p. 97–99.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. IX. Osmundaceae". *Phytotaxa,* 2017e, 327, p. 100–102.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XII. Lygodiaceae". *Phytotaxa,* 2017f, 329, p. 87–89.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XIV. Schizaeaceae". *Phytotaxa,* 2017g, 329, p. 90–92.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XV. Marsileaceae". *Phytotaxa,* 2017h, 329, p. 93–96.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XVI. Salviniaceae". *Phytotaxa,* 2017i, 327, p. 97-100.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. X. Hymenophyllaceae". *Phytotaxa,* 2017j, 328, p. 201–226.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXIII. Saccolomataceae". *Phytotaxa,* 2017k, 332, p. 287–289.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXXII. Athyriaceae". *Phytotaxa,* 2018a, 334, p. 141–151.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXXVIII. Tectariaceae". *Phytotaxa,* 2018b, 334, p. 248–254.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXXIV. Didymochlaenaceae". *Phytotaxa,* 2018c, 334, p. 295–296.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XI. Gleicheniaceae". *Phytotaxa,* 2018d, 344, p. 53–63.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXXI. Woodsiaceae". *Phytotaxa,* 2018e, 344, p. 80-82.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. IV. Isoëtaceae". *Phytotaxa,* 2018f, 344, p. 83–86.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXXVI. Lomariopsidaceae". *Phytotaxa,* 2018g, 344, p. 87–90.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XVIII. Culcitaceae". *Phytotaxa,* 2018h, 344, p. 91–92.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XVII. Loxsomataceae". *Phytotaxa,* 2018i, 344, p. 93–94.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXII. Metaxyaceae". *Phytotaxa,* 2018j, 344, p. 95–96.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XIX. Plagiogyriaceae". *Phytotaxa,* 2018k, 344, p. 97–98.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXIX. Aspleniaceae". *Phytotaxa,* 2018l, 344, p. 259–280.

Kessler, M. e Smith, A. R. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXXIX. Oleandraceae". *Phytotaxa,* 2018m, 344, p. 280–282.

Kessler, M. et al. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXVII. Pteridaceae". *Phytotaxa,* 2017, 332, p. 201–250.

Kessler, M. et al. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXXV. Dryopteridaceae". *Phytotaxa,* 2018, 353, p. 1–114.

Korall, P. et al. "Tree ferns: Monophyletic groups and their relationships as revealed by four protein-coding plastid loci". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, 39, p. 830–845.

Korall, P. et al. "A molecular phylogeny of scaly tree ferns (Cyatheaceae)". *American Journal of Botany*, 2007, 94, p. 873–886.

Kramer, K. U. "The pteridophytes of Suriname". *Natuurwetenschappelijke Studiekring voor Suriname en de Nederlandse Antillen*, 1978, 93, p. 1–198.

Kramer, K. U. "Plagiogyriaceae". In Kramer, K. U. e Green, P. S. (Eds.). *The families and genera of vascular plants. Vol I. Pteridophytes and Gymnosperms*. Berlin: Springer-Verlag, 1990, p. 201–203.

Kramer K. U. e Green P. S. "Pteridophytes and gymnosperms". In Kubitzki, K. (Ed.). *The families and genera of vascular plants*. Berlin: Springer-Verlag. I, 1990, p. 1–404.

Kramer, K. U. et al. "Dryopteridaceae". In Kramer, K. U. e Green, P. S. (Eds.). *The families and Genera of Vascular Plants. Vol I. Pteridophytes and Gymnosperms*. Berlin: Springer-Verlag, 1990, p. 101–144.

Labiak,, P.H. et al. "Molecular phylogeny and character evolution of Anemiaceae (Schizaeales)". *Taxon*, 2015, 64, p. 1141–1158.

Larsen, G. e Ponce, M. "Hymenoplyllaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016, p. 175–203.

Lehnert, M. e Kessler, M. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXI. Dicksoniaceae". *Phytotaxa,* 2018a, 334, p. 69–74.

Lehnert, M. e Kessler, M. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XX. Cyatheaceae". *Phytotaxa,* 2018b, 334, p. 118–134.

Lehtonen, S. et al. "Phylogenetics and classification of the pantropical fern family Lindsaeaceae". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2010, 163, p. 305–359.

Lellinger, D. B. "Hymenophyllopsidaceae". In Görts-van Rijn, A. R. A. (Ed.). *Flora of the Guianas Series B: ferns and ferns allies 4.* Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1991, p. 82–86.

Lellinger, D. B. "Hymenophyllaceae". In Görts-van Rijn, A. R. A. (Ed.). *Flora of the Guianas Series B: ferns and ferns allies 3.* Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1994, p. 3–58.

Lellinger, D. B. "A modern multilingual glossary for taxonomic pteridology". Pteridologia 3: 1-263.

Liu, H.-M. et al. "Phylogenetic placement of the enigmatic fern genus *Trichoneuron informs* on the infra--familial relationship of Dryopteridaceae". *Plant Systematics and Evolution*, 2016, 302, p. 319–332.

Macluf, M. "Isoetaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016, p. 3–9.

Marquez, G. J. "Cyatheaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016, p. 105–110.

Marquez, G. J. e Ponce, M. "Tectariaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016, p. 351–352.

Marquez, G. J. e Terraza, D. O. "Dicksoniaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016, p. 125–128.

Martínez, O. G. e Ponce, M. "Selaginellaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016, p. 33–40.

Metzgar, J. S. et al. "The paraphyly of *Osmunda* is confirmed by phylogenetic analyses of seven plastid loci". *Systematic Botany*, 2008, 33, p. 31–36.

Meza Torres, E. I. M. "Ophioglossaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016, p. 219–230.

Mickel, J. T. e Smith, A. R. "The Pteridophytes of Mexico". *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 2004, 88, p. 1–1054.

Mickel, J.T. et al. "Selaginella". In Mickel, J. T. e Smith, A. R. The pteridophytes of Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden, 2004, 88, p. 550-602.

Moran, R. C. e Riba, R. (Eds.). *Flora Mesoamericana. Vol. 1. Psilotaceae a Salviniaceae*. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México, 1995.

Murdock, A. G. "Phylogeny of marattioid ferns (Marattiaceae): inferring a root in the absence of a closely related outgroup". *American Journal of Botany*, 2008a, 95 (5), p. 626–641.

Murdock, A. G. "A taxonomic revision of the eusporangiate fern family Marattiaceae, with description of a new genus *Ptisana*". *Taxon*, 2008b, 57 (3), p. 737–755.

Mynssen, C. M. et al. "Desmophlebiaceae and *Desmophlebium*: A new family and genus of Eupolypod II ferns". *Taxon*, 2016, 65, p. 19–34.

Nagalingum, N. S. et al. "Assessing phylogenetic relationships in extant heterosporous ferns (Salviniales), with a focus on *Pilularia* and *Salvinia*". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2008, 157, p. 673–685.

Øllgaard, B. "Lycopodiaceae". In Harling, G. e Anderson, L. (Eds.). *Flora of Ecuador*, 1988, *33*, p. 1–151.

Øllgaard, B. "Lycopodiaceae". In Kubitzki, K. (Ed.). *The families and genera of vascular plants* I. Berlim: Springer-Verlag, 1990, p 31–39.

Øllgaard, B. "Ophioglossaceae". In Harling, G. e Anderson, L. (Eds.). *Flora of Ecuador*, 2001a, 66, p. 5–20.

Øllgaard, B. "Osmundaceae". In Harling, G. e Anderson, L. (Eds.). *Flora of Ecuador*, 2001b, 66, p. 69–74.

Øllgaard, B. "Plagiogyriaceae". In Harling, G. e Anderson, L. (Eds.). *Flora of Ecuador*, 2001c, 66, p. 75–80.

Øllgaard, B. "Schizaeaceae". In Harling, G. e Anderson, L. (Eds.). *Flora of Ecuador*, 2001d, 66, p. 81–104.

Øllgaard, B. et al. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. II. Lycopodiaceae". *Phytotaxa,* 2018, 334, p. 255–294.

Østergaard Andersen, E. e Øllgaard, B. "Gleicheniaceae". In Harling, G e Andersson, L. (Eds.) Flora of Ecuador, vol. 66. Gothenburg: Botanical Institute, Goteborg University, 2001, p. 107-170. Perrie, L. R. et al. "Molecular phylogenetics and generic taxonomy of Blechnaceae ferns". *Taxon*, 2014, 63, p. 745–758.

Ponce, M. "Thelypteridaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016, p. 353–384.

Ponce, M. e Arana, M. D. "Aspleniaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: Licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016a, p. 53–77.

Ponce, M. e Arana, M. D. "Dryopteridaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016b, p. 131–166.

Ponce, M. e Arana, M. D. "Polypodiaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016c, p. 235–271.

Ponce, M. e Arana, M. D. "Pteridaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016d, p. 274–342.

PPG I – The Pteridophyte Phylogeny Group. "A community-derived classification for extant lycophytes and ferns". *Journal of Systematics and Evolution*, 2016, 54(6), p. 563–603.

Pryer, K. M. "Phylogeny of marsileaceous ferns and relationships of the fossil *Hydropteris pinnata* reconsidered". *International Journal of Plant Sciences*, 1999, 160, p. 931–954.

Pryer, K. M. et al. "Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants". *Nature*, 2001, 409, p. 618–621.

Pryer, K. M. et al. "Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences". *American Journal of Botany*, 2004, 91, p. 1582–1598.

Qiu, Y.-L. et al. "The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103 (42), p. 15511–15516.

Rothfels, C. J. et al. "A revised family-level classification for eupolypod II ferns (Polypodiidae: Polypodiales)". *Taxon*, 2012, 61, p. 515–533.

Rothfels, C. J. et al. "A plastid phylogeny of the cosmopolitan fern family Cystopteridaceae (Polypodiopsida)". *Systematic Botany*, 2013, 38, p. 295–306.

"Samambaias e Licófitas". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB128483>. Acesso em: 10 mar. 2023.

Schneider. H. et al. "Chloroplast phylogeny of asplenioid ferns based on *rbc*L and *trn*L and *trn*L-F spacer sequences (Polypodiidae, Aspleniaceae) and its implications for the biogeography". *Systematic Botany*, 2004a, 29, p. 260–274.

Schneider, H. et al. "Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic plants". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2004b, 31, p. 1041–1063.

Schuettpelz, E. e Pryer, K. M. "Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes". *Taxon*, 2007, 56, p. 1037–1050.

Setyawan, A. D. "Review: recent status of *Selaginella* (Selaginellaceae) research in Nusantara". *Biodiversitas*, 2011, 12, p. 112–124.

Smith, A. R. "Polypodiaceae-Thelypteridoideae". In Harling, G. e Anderson, L. (Eds.). *Flora of Ecuador*, 1983, 18, p. 1–147.

Smith, A. R. "Thelypteridaceae". In Görts-van Rijn, A. R. A. (Ed.). *Flora of the Guianas Series B: Ferns and ferns allies 6*. Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1993, p. 77–115.

Smith, A. R. In Berry, P. E. et al. (Eds.). "Pteridophytes, Spermatophytes: Acanthaceae-Araceae". In Steyermark, J. S. et al. (Eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Portland: Timber Press, 1995.

Smith, A. R. e Cranfill, R. B. "Intrafamilial relationships of the thelypteroid ferns (Thelypteridaceae)". *American fern Journal*, 2002, 92, p. 131–149.

Smith, A. R. e Kessler, M. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XIII. Anemiaceae". *Phytotaxa,* 2017a, 329, p. 80–86.

Smith, A. R. e Kessler, M. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXV. Lindsaeaceae". *Phytotaxa,* 2017c, 332, p. 290–294.

Smith, A. R. e Kessler, M. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXIV. Lonchitidaceae". *Phytotaxa,* 2017d, 332, p. 295–296.

Smith, A. R. e Kessler, M. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXXIII. Blechnaceae". *Phytotaxa,* 2018a, 334, p. 99–117.

Smith, A. R. e Kessler, M. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXXVII. Nephrolepidaceae". *Phytotaxa,* 2018b, 334, p. 135–140.

Smith, A. R. e Kessler, M. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXXVIII. Cystopteridaceae". *Phytotaxa,* 2018c, 344, p. 75–79.

Smith, A. R. e Kessler, M. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. III. Selaginellaceae". *Phytotaxa,* 2018d, 344, p. 248–258.

Smith, A. R. e Kessler, M. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXX. Thelypteridaceae". Phytotaxa, 2017b, 331, p. 1–34.

Smith, A. R. et al. "*Metaxya lanosa*, a second species in the genus and fern family Metaxyaceae". *Systematic Botany*, 2001, 26, p. 480–486.

Smith, A. R. et al. "A classification for extant ferns". *Taxon*, 2006, 55, p. 705–731.

Smith, A. R. et al. "Fern classification". In Ranker, T. A. e Haufler, C. H. (Eds.). *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. New York: Cambridge Press, 2008, p. 417–467.

Smith, A. R. et al. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XL. Polypodiaceae". *Phytotaxa,* 2018, 354, p. 1–67.

Stolze, R. G. "Polypodiaceae-Asplenioideae". In Harling, G. e Anderson, L. (Eds.). *Flora of Ecuador*, 1986, 23, p. 1–82.

Stolze, R. G. et al. "Polypodiaceae-Dryopteridaceae-Physematieae". In Harling, G. e Anderson, L. (Eds.). *Flora of Ecuador*, 1994, 49, p. 1–106.

Schwartsburd, P. et al. "Prodromus of a fern flora for Bolivia. XXVI. Dennstaedtiaceae". *Phytotaxa,* 2017, 332, p. 251–268.

Tryon, R. M. 1986. "Dicksoniaceae, Lophosoriaceae, Metaxyaceae and Cyatheaceae". In Harling, G. e Anderson, L. (Eds.). *Flora of Ecuador 27*, p. 1–58.

Tryon, R. M. e Stolze, R. G. "Pteridophyta of Peru, Part I: 1. Ophioglossaceae – 12. Cyatheaceae". *Fieldiana: Botany, new series*,1989a, 20, p. 1–145.

Tryon, R. M. e Stolze, R. G. "Pteridophyta of Peru, Part II. 13. Pteridaceae – 15. Dennstaedtiaceae". *Fieldiana: Botany, new series*, 1989b, 22, p. 1–128.

Tryon, R. M. e Stolze, R. G. "Pteridophyta of Peru, Part III. 16. Thelypteridaceae". *Fieldiana: Botany, new series*, 1989c, 29, p. 1–80.

Tryon, R. M. e Stolze, R. G. "Pteridophyta of Peru, Part IV: 17. Dryopteridaceae". *Fieldiana Botany, new series*, 1991, 27, p. 1–176.

Tryon, R. M. e Stolze, R. G. "Pteridophyta of Peru, Part V: 18. Aspleniaceae – 21. Polypodiaceae". *Fieldiana: Botany, new series*, 1993, 32, p. 1–190.

Tryon, R. M. e Stolze, R. G. "Pteridophyta of Peru, Part VI: 22. Marsileaceae – 28. Isoetaceae". *Fieldiana: Botany, new series*, 1994, 34, p. 1–123.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America.* New York: Springer–Verlag New York, 1982.

Tuomisto, H. e Moran, R. C. "Marattiaceae". In Harling, G. e Anderson, L. (Eds.). *Flora of Ecuador*, 2001, 66, p. 21–68.

Wikström, N. et al. "Schizaeaceae: a phylogenetic approach". *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2002, 199, p. 35–50.

Yañez, A. e Arana, M. D. "Dennstaedtiaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016a, p. 114–124.

Yañez, A. e Arana, M. D. "Gleicheniaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016b, p. 171–174.

Yañez, A. e Ponce, M. "Lindsaeaceae". In Anton, A. M. et al. (Eds.). *Flora Vascular de la República Argentina 2: licofitas, helechos, Gymnospermae.* San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion, 2016, p. 204–206.

Yatabe, Y. et al. "Phylogeny of Osmundaceae inferred from *rbc*L nucleotide sequences and comparison to the fossil evidences". *Journal of Plant Research*, 1999, 112, p. 397–404.

Zhang, L.-B. e Zhang, L. "Didymochlaenaceae: a new fern family of eupolypods I (Polypodiales)". *Taxon*, 2015, 64 (1), p. 27–38.

Zhang, L. et al. "Circumscription and phylogeny of the fern family Tectariaceae based on plastid and nuclear markers, with the description of two new genera: *Draconopteris* and *Malaifilix* (Tectariaceae)". *Taxon*, 2016, 65, p. 723–738.

Zhou, X. M. e Zhang, L.-B. "A classification of *Selaginella* (Selaginellaceae) based on molecular (chloroplast and nuclear), macromorphological, and spores features". *Taxon*, 2015, 64, p. 1117–1140.

Fonte: V.A.O. Dittrich.

Capítulo 6
Considerações sobre distribuição, diversidade e ecologia de samambaias e licófitas

Augusto César Pessôa Santiago, Rafael de Paiva Farias, Pedro Bond Schwartsburd, Anna Flora de Novaes Pereira, Lucas Erickson Nascimento da Costa, Sergio Romero da Silva Xavier, Iva Carneiro Leão Barros e Ivo Abraão Araújo da Silva

1. Introdução

A proposta deste capítulo é trazer uma contribuição científico-didática a respeito da diversidade e da distribuição das samambaias e licófitas no Brasil. Sua composição aborda elementos históricos e os principais fatores e processos que são determinantes para a dinâmica de ocorrência desses grupos, especialmente no território nacional. Em termos de esclarecimento didático, samambaias (Polypodiopsida) e licófitas (Lycopodiopsida) compõem grupos de plantas pertencentes a duas diferentes linhagens filogenéticas (capítulo 4 deste livro). Juntas, essas duas linhagens compreendem todas as plantas vasculares sem sementes viventes, que são genericamente conhecidas por pteridófitas.

Os estudos sobre a distribuição das samambaias e licófitas iniciaram-se em meados do século XIX, abordando espécies em diferentes regiões do mundo (Baker, 1868; D'Urville, 1825; Lyell, 1879 apud Moran, 2008). A partir do início do século XX, as obras tendem a revelar aspectos diversos da distribuição das espécies, possibilitando maior detalhamento na descrição das floras e, dessa forma, trazendo base para discussões sobre as origens de diferentes grupos, como os trabalhos de Christ (1910), Copeland (1939) e Winkler (1938), destacados também por Moran (2008). Christ (1910) foi o primeiro a tratar de forma pontual a questão da distribuição das samambaias, fazendo associações com variáveis abióticas e indicando a preferência de ocorrência desses grupos em áreas tropicais, com base no maior número de espécies registradas nessas regiões. Relatou, tam-

bém, a maior amplitude de dispersão apresentada pelas samambaias e licófitas em comparação às angiospermas.

Nas últimas décadas, o acúmulo de informações existentes na literatura sobre samambaias e licófitas de várias regiões do globo propiciou uma série de trabalhos que trouxeram maiores inferências sobre os fatores e os processos que afetam a distribuição dessas plantas (Kessler, 2010; Kramer, 1993; Moran, 2008; Prado e Hirai, 2014). Nesse contexto, cabe destaque às importantes e originais contribuições científicas provenientes dos trabalhos de Rolla Tryon (e.g. Tryon, 1970; 1972; 1975; 1985; 1986; Tryon e Tryon, 1982).

Diante das adições informativas a respeito da distribuição de ocorrência das samambaias e licófitas, a academia começou a considerar que as conclusões obtidas em pesquisas com o grupo das angiospermas não poderiam ser estendidas para as samambaias e licófitas (Smith, 1972). Em seu ensaio comparativo, por meio da análise de distribuição geográfica dos principais gêneros de samambaias e angiospermas, Smith (1972) evidencia que as samambaias apresentam maior amplitude de distribuição, com 17% de gêneros pantropicais (aqueles de ocorrência em toda região tropical do planeta), enquanto as angiospermas apresentam apenas 2% de seus gêneros nessa classificação de distribuição geográfica; em consonância, o autor ressaltou que os gêneros de samambaias apresentam menor grau de endemismo (35% *vs.* 80% nas angiospermas).

Algumas considerações gerais feitas para angiospermas são corroboradas para o grupo das samambaias, como o baixo número de espécies encontradas na África em comparação a Madagascar, Ásia-Australásia e Neotrópicos (Kornás, 1993; Kramer, 1993; Tryon, 1985). Além disso, alguns centros de diversidade e endemismo são comuns para as angiospermas e samambaias, a exemplo das regiões Sul e Sudeste do Brasil (ver Given, 1993).

O Brasil é um país de dimensão continental, cerca de 8.600.000 km^2 de extensão, que possui, em seu território, uma grande diversidade de ecossistemas; destacando-se, também, em relação à diversidade biológica que abriga e sendo considerado um dos países megadiversos do planeta (Drummond, 2008; Fernandes, 2000; Forzza et al., 2012; Lewinsohn e Prado, 2002). Apesar disso, ainda existem muitas lacunas acerca de vários aspectos do conhecimento da diversidade biológica no Brasil (Lewinsohn e Prado, 2002), ao mesmo tempo que as ameaças à conservação dessa biodiversidade aumentam com o processo de destruição dos ambientes naturais (Tabarelli et al., 2002). Como consequência desses dois fatores antagônicos (elevada diversidade biológica e intensa destruição de habitats), existem no Brasil dois domínios fitogeográficos considerados como *hotspots* mundiais: o Cerrado e a Floresta Atlântica (Mittermeier et al., 2004).

O conhecimento botânico, no Brasil, avançou muito nas últimas décadas, e o esforço de diversos especialistas na confecção do Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil (Forzza et al., 2010) conseguiu reunir, em uma mesma obra, muitas informações dispersas na literatura e nas diferentes coleções do país. Em 2015, uma série de trabalhos publicados na revista *Rodriguésia* (v. 66, n. 4) trouxe uma compilação dos dados registrados até aquele ano; e, desde então, essas informações vêm sendo atualizadas pelo projeto Flora e Funga do Brasil (https://floradobrasil.jbrj.gov.br). A Flora e Funga do Brasil constitui uma plataforma virtual, disponível para consulta *online*, que contém uma base de dados informativos a respeito da ocorrência das espécies de algas, fungos e plantas no território brasileiro. Atualmente encontramos informações de 35.800 espécies de plantas com sementes, 1.410 samambaias e licófitas, 1.612 briófitas, 6.381 fungos e 4.996 algas (Flora e Funga do Brasil, 2023). Esse projeto constitui um marco no estudo da flora brasileira, cuja última compilação havia sido realizada nos trabalhos da *Flora Brasiliensis*, iniciada em 1833 por von Martius (Forzza et al., 2012).

Apesar desses avanços nos estudos sobre a flora, os dados referentes às samambaias e licófitas ainda necessitam de esforços de coletas em áreas remotas ou pouco exploradas e revisões de grupos complexos ou com recentes modificações (Almeida e Salino, 2016; Prado et al., 2015; Salino, 2011). O empenho de pesquisas com essas abordagens é essencial para se compreender melhor as dinâmicas biológicas das samambaias e licófitas no território nacional, sob várias perspectivas: composição, distribuição, respostas às alterações ambientais, fatores limitantes ao estabelecimento e ao desenvolvimento das espécies, ameaças e estado de conservação, entre outros; quer seja em uma perspectiva atual ou histórica.

Os estudos em áreas remotas da Amazônia, por exemplo, têm contribuído de forma consistente para o conhecimento da flora de samambaias e licófitas do Brasil, como os trabalhos de Almeida e Salino (2015), Barbosa-Silva et al. (2016), Carvalho et al. (2012) e Goés-Neto e Pietrobom (2012), que adicionaram cerca de 50 novos registros para o país. Maciel et al. (2017; 2019) descreveram sete novas espécies de *Cyathea* (Clado *Hymenophyllopsis*), das quais quatro ocorrem no Brasil.

O número de novas espécies descritas para o Brasil nos últimos anos é expressivo, principalmente de espécies endêmicas. Segundo Almeida e Salino (2016), nos últimos 15 anos, mais de 80 espécies novas foram descritas para o território nacional. Temos como exemplos os trabalhos de Moran et al. (2009), que descreveram sete novas espécies de *Megalastrum* ocorrentes no Brasil, sendo seis endêmicas; Schwartsburd et al. (2016), que avaliaram o gênero *Oleandra* na

Floresta Atlântica e reconheceram cinco espécies endêmicas (das quais, três descritas como novas); e Prado e Hirai (2020), que apresentaram uma nova espécie de *Anemia*, endêmica do Brasil central. Estudos no gênero *Selaginella*, nos últimos anos, descreveram 15 novas espécies ocorrentes no território nacional, sendo 14 endêmicas (L. Goés-Neto, comun. pess.).

2. Padrões de distribuição

As samambaias e licófitas são plantas que apresentam padrões de distribuição muito variados e, por vezes, muito peculiares. No âmbito de família, não se nota muita variação: a maioria das famílias apresenta distribuição pantropical ou cosmopolita (ou seja, estão presentes em dois ou mais continentes) (Kramer e Green, 1990; Tryon e Tryon, 1982). No Brasil, por exemplo, das 51 famílias reconhecidas pelo último Sistema de Classificação (PPG I, 2016), 39 ocorrem naturalmente e uma é comumente cultivada (a renda-portuguesa – *Davallia fejeensis* Hook.) (Davalliaceae, 2023).

Em termos de gênero, já se percebem muitas variações e algumas peculiaridades. Obviamente que muitos gêneros são pantropicais ou cosmopolitas, como o caso de *Pteridium*, a samambaia do campo, que está presente no Mundo todo, à exceção da Antártida e de áreas muito desérticas. Outro exemplo é o gênero *Asplenium*, que apresenta mais de 700 espécies espalhadas por praticamente o Mundo todo (Kramer e Green, 1990; Tryon e Tryon, 1982). Entre as licófitas, menciona-se *Lycopodium*, a pata-de-lobo, que também é cosmopolita. Há casos de gêneros com distribuição em mais de um continente, porém com uma disjunção na distribuição muito peculiar. Um exemplo é o gênero *Blotiella*. Esse gênero apresenta cerca de 20 espécies, e todas são restritas ao continente africano e ilhas circundantes (Madagascar, Maurício etc.), porém uma única espécie, *Blotiella lindeniana* (Hook.) R.M. Tryon, está presente na América (Tryon e Tryon, 1982). Outro exemplo de disjunção geográfica, um pouco mais equilibrado, é o gênero *Telmatoblechnum,* apresentando uma espécie no continente americano e outra na Oceania e sudeste asiático (Gasper et al., 2016).

Outros gêneros apresentam distribuição mais restrita, estando presentes em apenas uma massa continental. Entre os gêneros brasileiros, que estão distribuídos por praticamente toda a região dos neotrópicos, citam-se: *Cyclodium, Moranopteris, Polybotrya* e *Serpocaulon* (Hirai e Prado, 2012; Moran, 1987; Smith, 1986; Smith et al., 2006). Quando um gênero apresenta uma distribuição mais restrita, como em apenas um país, em uma região de um país ou em uma pequena região entre alguns

países, diz-se que esse gênero é endêmico. São raros os casos de gêneros endêmicos de samambaias, porém eles existem. No Brasil, ocorrem três gêneros endêmicos: *Regnellidium* (um trevo d'água de dois folíolos da família Marsileaceae), restrito ao Sul do Brasil, Paraguai, Uruguai e norte da Argentina (Tryon e Tryon, 1982); *Cyathea* (clado *Hymenophyllopsis* – representados por samambaiuçus neotênicos), restrito à região do escudo das guianas, incluindo o estado de Roraima (Maciel et al., 2019), o sudeste da Venezuela e a Guiana; e *Tryonia* (Pteridaceae), restrito à Floresta Atlântica do Sul até a Bahia, e ao Uruguai (Cochran et al., 2014).

Em relação às espécies, os padrões de distribuição são muito mais variados e peculiares. No Brasil, existem desde espécies cosmopolitas até microendêmicas (restritas a uma pequena região, como uma serra, um município, ou até mesmo uma localidade específica). Exemplos de espécies cosmopolitas são: *Lycopodium clavatum* L. (pata-de-lobo; uma licófita) e *Osmunda regalis* L. (samambaia-real). Exemplos de plantas chamadas pantropicais, ou seja, que ocorrem nas regiões tropicais e subtropicais das Américas, África, Ásia e Oceania, são: *Cyclosorus interruptus* (Willd.) H. Ito, *Didymochlaena truncatula* (Sw.) J. Sm., *Histiopteris incisa* (Thunb.) J.Sm., *Microlepia speluncae* (L.) T. Moore, *Palhinhaea cernua* (L.) Franco e Vasc. e *Pteris biaurita* L. (Parris, 2001).

Um padrão de distribuição peculiar e não muito raro entre as espécies ocorrentes no Brasil, especialmente as sulinas e as de regiões altimontanas, é o chamado circum-antártico. Espécies circum-antárticas são aquelas que ocorrem em regiões temperadas e subtropicais da América do Sul, África e Oceania, circundando a Antártida. Porém, essas espécies também podem ser encontradas um pouco mais ao norte, como nos estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais, mas, nesse caso, são confinadas às regiões mais altas (também chamadas Refúgios Glaciais) (Schwartsburd e Prado, 2014). Locais comuns de se encontrar essas espécies são, por exemplo, nas serras do Itatiaia e do Caparaó, a um mínimo de 2000m de altitude (Brade, 1956). Exemplos dessas espécies são: *Austroblechnum penna-marina* (Poir.) Gasper e V.A.O. Dittrich e *Hypolepis rugosula* (Labill.) J.Sm. (Schwartsburd e Prado, 2014).

Outro padrão de distribuição muito comum das espécies ocorrentes no Brasil é o neotropical: espécies que ocorrem ao longo da região neotropical, desde o norte da Argentina e Uruguai ao sul do México e Flórida. Praticamente um terço das espécies brasileiras apresentam esse padrão. Alguns exemplos são: *Anemia hirsuta* (L.) Sw., *Blechnum polypodioides* Raddi, *Dicranopteris flexuosa* (Schrad.) Underw., *Hymenasplenium laetum* (Sw.) Regalado e Prada, *Hypolepis repens* (L.) C. Presl, *Parapolystichum effusum* (Sw.) Ching e *Pteris propinqua* J. Agardh (e.g., Mickel e Smith, 2004; Prado e Windisch, 2000; Schwartsburd e Prado, 2015).

Algumas espécies também podem ser categorizadas como ocorrentes na América do Sul ou à região do Cone-Sul (Argentina, Chile, Paraguai, Uruguai e sul do Brasil), outras são, muitas vezes, chamadas de "endêmicas ao Brasil" (ou "endêmicas do Brasil"). "Brasil" é uma divisão política, e não biológica, mas existe a necessidade dessa classificação para as políticas de conservação nacional. O ideal para se considerar os graus de endemismo é categorizar de acordo com os domínios fitogeográficos, biomas, formações vegetais, conjunto de serras, planícies e planaltos. Assim, é muito mais sensato considerarmos samambaias e licófitas endêmicas da Floresta Atlântica, ou endêmicas da Floresta Amazônica, do Cerrado, da Caatinga, do Pampa, do Escudo das Guianas, por exemplo, e não de países. Entre as espécies ocorrentes no Brasil, cerca de um quarto são endêmicas à Floresta Atlântica. Exemplos de espécies endêmicas da Floresta Atlântica são: *Anemia blechnoides* Smith, *Asplenium bradei* Rosenst., *Ctenitis christensenii* R.S. Viveros e Salino, *Danaea geniculata* Raddi, *Hypolepis acantha* Schwartsb. e *Mickelia scandens* (Raddi) R.C. Moran, Labiak e Sundue (Samambaias e Licófitas, 2023).

Padrões de distribuição mais restritos, também chamados microendêmicos, são variados e comuns a certas espécies ocorrentes no Brasil. *Hypolepis trinationalis* Schwartsb., apesar de ter o nome "trinacional", é microendêmica ao Monte Roraima, na divisa entre Guiana, Venezuela e o estado de Roraima (Schwartsburd e Prado, 2015). *Serpocaulon rex* Schwartsb. e A.R. Sm. é uma espécie microendêmica na região entre as bacias dos rios Grande e Tietê, no oeste dos estados de São Paulo e Minas Gerais (Schwartsburd e Smith, 2013). *Moranopteris perpussila* (Maxon) R.Y. Hiarai e J. Prado é conhecida apenas a partir de duas pequenas localidades em Minas Gerais (Hirai e Prado, 2012). *Oleandra baetae* Damazio é restrita às montanhas do sudeste de Minas Gerais, na região de Ouro Preto até a Serra Negra (Schwartsburd et al., 2016).

Por fim, temos o padrão de distribuição das espécies exóticas invasoras. Algumas espécies são nativas de outros continentes e foram trazidas ao Brasil, acidentalmente (por esporos aderidos) ou como espécies ornamentais. Tendo achado nichos vagos ou condições climáticas adequadas a seu desenvolvimento, essas espécies se tornaram naturalizadas no território brasileiro. Exemplos dessas espécies são: *Deparia petersenii* (Kunze) M. Kato (Athyriaceae), *Christella dentata* (Forssk.) Brownsey e Jermy e *Macrothelypteris torresiana* (Gaudich.) Ching (Thelypteridaceae), *Pteris ensiformis* Burm. f.*, P. vittata* L. e *P. tripartita* Sw. (Pteridaceae), e *Selaginella vogelii* Spring (Selaginellaceae) (e.g., Mickel e Smith, 2004; Schwartsburd e Labiak, 2007). E o inverso também aconteceu: *Salvinia molesta* D.S. Mitch. (a orelha-de-onça; Salviniaceae) é originária do sul do Brasil e se tornou uma terrível praga aquática em vários países do Mundo (Miranda e Schwartsburd, 2019).

3. Diversidade e distribuição

É estimada mundialmente a existência de, aproximadamente, 15.000 espécies de plantas vasculares sem sementes, sendo atualmente registradas 10.578 espécies de samambaias (38 famílias e 319 gêneros) e 1.338 espécies de licófitas (três famílias e 18 gêneros) (PPG I, 2016). Moran (2008) estimou cerca de 3.500 espécies desses grupos para a América do Sul. No Brasil, são registradas 188 espécies de licófitas, distribuídas em 11 gêneros e três famílias, e 1.222 espécies de samambaias, distribuídas em 141 gêneros e 36 famílias (Samambaias e Licófitas, 2023). Esses valores referem o Brasil como um dos países de maior riqueza de espécies de samambaias e licófitas para o mundo (BFG, 2018; Samambaias e Licófitas, 2023; Prado et al*.,* 2015), representando cerca de 11% do total de espécies conhecidas.

As maiores diversidades de samambaias e licófitas são registradas em regiões tropicais, onde se localizam seus centros de diversificação e de endemismo. Esses centros correspondem a zonas com grande heterogeneidade ambiental, normalmente associada a elevadas altitudes, pluviosidades e variações de relevo (Given, 1993; Ponce et al., 2002; Tryon, 1986; Tryon e Tryon, 1982). Em consonância, as regiões tropicais de maiores altitudes, onde se localizam grandes cadeias de montanhas, contribuem para os registros de altas diversidades de samambaias e licófitas ao redor do mundo: Nova Guiné (2.000 spp.), Andes (2.500 spp.), Costa Rica (1.165 spp.) e Sul-Sudeste do Brasil (cerca de 900 spp.) (Moran, 2008; Prado et al., 2015). Alguns táxons são mais diversificados em regiões de altitudes mais elevadas: Aspleniaceae, Cyatheaceae, Dennstaedtiaceae, Hymenophyllaceae, Lycopodiaceae, *Diplazium*, *Elaphoglossum* e polypodiáceas gramitidóides (Labiak, 2001; Moran, 1995; Sylvestre, 2001).

Moran (1995) ressaltou que regiões nos Neotrópicos com altitudes abaixo de 500m tendem a apresentar uma menor riqueza de espécies de samambaias e licófitas. O autor indicou como principal motivo para a baixa diversidade de samambaias e licófitas na África (ver: www.fernsofafrica.com), em comparação a outras regiões tropicais, a ausência de grandes cadeias de montanhas. Outros autores atribuem essa baixa diversidade às altas taxas de extinção e às alterações ambientais ocorridas na floresta tropical úmida do continente africano, como resultado das secas do Pleistoceno (Kornás, 1993; Kreft et al., 2010). No Brasil, a bacia Amazônica é caracterizada por possuir relevo com altitudes baixas em sua maior parte, apresentando registro de pouco mais de 577 espécies de samambaias e licófitas (Samambaias e Licófitas, 2023; Prado et al*.,* 2015), um valor considerado baixo quando se trata da região que abriga a maior Floresta Tropical do mundo (Moran, 1995; Tryon, 1986).

A respeito dos números relacionados à riqueza de samambaias e licófitas no continente americano, são reconhecidos três Centros Primários de Diversidade e Endemismo: México, Andes e Sudeste do Brasil, com cerca de 40% de espécies endêmicas; e dois Centros Secundários: América Central e Guianas (Tryon, 1972). Esses Centros regionais são as áreas onde ocorre com frequência a disjunção de espécies, ou de suas vicariantes, e têm sido as principais áreas que envolvem migração, persistência de espécies e táxons em especiação. O México destaca-se pela presença de espécies adaptadas a ambientes xéricos e semixéricos; os Andes, pela sua flora alpina, distribuída entre florestas xéricas, de neblina e montanas; e o Brasil, pelo alto endemismo observado, principalmente, nas regiões montanhosas, como na Serra do Mar e nos arenitos de Minas Gerais (Tryon, 1972). Alguns gêneros destacam-se no Brasil em relação ao número de espécies endêmicas, como *Elaphoglossum* (40), *Anemia* (cerca de 35), *Asplenium* (24), *Phlegmariurus* (23) e *Doryopteris* (10) (Samambaias e Licófitas, 2023; Prado et al., 2015).

É relevante retratar a distribuição das espécies em consideração ao recorte político regional, uma vez que isso permite o direcionamento de esforços e estratégias públicas para a preservação e conservação de biodiversidade. No Brasil, a região Sudeste apresenta a maior riqueza de espécies (tabela 1). Essa região abriga um dos centros de diversidade e endemismo comentados anteriormente, áreas de Floresta Atlântica associadas a elevadas altitudes, onde os estados de Minas Gerais (737 spp.), Rio de Janeiro (662 spp.) e São Paulo (647 spp.) apresentam maior número de espécies no território nacional (Samambaias e Licófitas, 2023; Prado et al., 2015; Salino, 2011). Na região Sudeste, também há presença da Caatinga e do Cerrado, que influenciam especialmente a flora do estado de Minas Gerais. A região Sudeste destaca-se em relação ao número de trabalhos publicados e representatividade de coletas.

O estado de Minas Gerais ilustra bem o caso das áreas serranas do Sudeste do Brasil e sua diversidade de ambientes. Além da maior riqueza registrada, o estado também se destaca em relação ao número de endêmicas restritas a um estado, com 24 espécies (ver o capítulo 7 deste livro). O estado apresenta uma vasta área de paisagens serranas cobertas por uma grande variação de fisionomias de vegetação que vão desde áreas compostas de florestas densas a formações campestres (figura 1); esse cenário, associado ao fator histórico evolutivo da área, suporta explicações para a composição atual de sua flora, com elevada riqueza e endemismo, que será discutido posteriormente. Em Minas Gerais, Almeida (2008) destaca que as áreas mais ricas em espécies de samambaias e licófitas estão no intervalo de altitude entre 800 e 1500 metros, o que ressalta mais uma vez a importância das áreas de altitude para esses grupos.

Tabela 1 – Número de espécies de samambaias e licófitas por regiões e estados brasileiros. A maioria dos números está de acordo com a Samambaias e Licófitas, 2023, sendo complementados por dados inéditos de M.R. Pietrobom et al.*; dados inéditos de A.C.P Santiago e S.R.S Xavier** e Silva Júnior et al. 2020***

Regiões (número de espécies)	Estados	Número de espécies
NORTE (670*)	Acre	249*
	Amapá	170*
	Amazonas	443*
	Pará	399*
	Rondônia	190
	Roraima	222*
	Tocantins	85
NORDESTE (554)	Alagoas	150**
	Bahia	488
	Ceará	149
	Maranhão	107***
	Paraíba	105**
	Pernambuco	270**
	Piauí	57
	Rio Grande do Norte	34
	Sergipe	70**
CENTRO – OESTE (470)	Distrito Federal	151
	Goiás	261
	Mato Grosso	346
	Mato Grosso do Sul	222
SUDESTE (915)	Espírito Santo	521
	Minas Gerais	737
	Rio de Janeiro	662
	São Paulo	647
SUL (598)	Paraná	510
	Rio Grande do Sul	374
	Santa Catarina	485

Figura 1: Exemplos de algumas fitofisionomias observadas no estado de Minas Gerais. A – Cadeia do Espinhaço (Mata de Galeria); B – Serra do Funil (Floresta Estacional Semidecidual); C – Parque Natural do Caraça (Campos Limpos e Rupestres); D – Parque Nacional do Caparaó (Campos de Altitude); E – Parque Estadual Biribiri (Cerrado); F – Visão da Janela do Céu, Parque Estadual do Ibitipoca Floresta (Floresta Ombrófila Densa)

Fonte: A – E: Thaís Elias Almeida; F: Augusto Santiago.

Além do recorte político, é importante analisar o contexto dos domínios fitogeográficos, que vem sendo aprimorado na Flora e Funga do Brasil 2023, e que discutiremos aqui paralelamente às regiões políticas. Considerando esses domínios, observa-se a seguinte ordem em representatividade de riqueza específica de samambaias e licófitas: Floresta Atlântica – 943 espécies; Amazônia – estimativa de 610 espécies; Cerrado – 319 espécies; Pampa – 161 espécies; Caatinga (região semiárida) – 60 espécies; e Pantanal – 127 espécies (figura 2) (Samambaias e Licófitas, 2023; F. Gonzatti, comun. pess.; Prado et al., 2015; Xavier, 2015).

Na sequência das regiões, podemos observar um destaque para a região Norte, com grande representatividade do domínio Amazônico e com algumas áreas compostas por interessantes trechos de vegetações mais abertas, como Campinas, Campinaranas, Cangas e os encraves de Cerrado, além de interessantes áreas com elevadas altitudes, que têm trazido importantes contribuições para a flora brasileira (e.g., Barbosa-Silva et al., 2016; Carvalho et al., 2012; Maciel et al., 2019). As regiões de Campinas e Campinaranas são importantes locais para o estabelecimento de espécies de Schizaeaceae, por exemplo; e estudos recentes em áreas de Canga (com diversas publicações na revista *Rodriguésia*, 2016 a 2018), contribuíram com vários novos registros para o país, bem como a descrição de espécies endêmicas. Além das espécies endêmicas ao domínio amazônico, merecem destaque alguns gêneros que, dentro do território nacional, só ocorrem nessa região (*Dracoglossum*, *Draconopteris*, *Enterosora*, *Hyia* e *Hypoderris*).

Nas últimas décadas, houve um importante acréscimo no conhecimento da flora do Brasil, e, no domínio Amazônico, o número de espécies conhecidas, em meados dos anos 70, com 279 (Tryon e Conant, 1975), mais que duplicou. Em Samambaias e Licófitas (2023) são registradas 615 espécies, com estimativas para mais de 670 espécies (M. Pietrobom, comun. pess.). Apesar dessas adições aos registros de espécies para a região Amazônica, a porcentagem de endemismo é baixa (ca. 6%), quando comparada com a Floresta Atlântica (ca. 40%), ou até mesmo com o Cerrado (ca. 20%) (Prado e Hirai, 2014; Salino e Almeida, 2009).

Dentre esses acréscimos, destacam-se os novos registros para os estados do Norte, para o domínio Amazônico e até para o Brasil, além de descrições de novas espécies (Góes-Neto e Pietrobom, 2012). Em adição aos trabalhos citados anteriormente em áreas remotas, estudos realizados na serra dos Carajás, por exemplo, trouxeram três novos registros para o Brasil e 19 para o Pará (T. Almeida, comun. pess.) e forneceram dados para a descrição de seis espécies

novas e endêmicas: *Blechnum areolatum* V.A.O. Dittrich e Salino; *Blechnum longipilosum* V.A.O. Dittrich e Salino; *Goniopteris indusiata* (Salino) Salino e T.E. Almeida; *Isoëtes cangae* J.B.S. Pereira, Salino e Stützel; *Isoëtes serracarajensis* J.B.S. Pereira, Salino e Stützel; e *Selaginella stomatoloma* Valdespino. Prado et al. (2017) analisando a flora de samambaias e licófitas para o estado do Acre, contabilizaram 226 espécies, adicionando 22 espécies e duas variedades ao número anteriormente conhecido e mostrando a importância de novos estudos nesse domínio.

Na Região Sul, observamos áreas de Floresta Atlântica, onde são compartilhadas muitas espécies, incluindo as endêmicas desse domínio, com a Região Sudeste e também a vegetação do domínio fitogeográfico do Pampa. No Brasil, alguns gêneros estão registrados apenas na Região Sul, como *Myriopteris*, *Pilularia* e *Regnellidium*. Outro gênero que merece destaque nessa região é *Isoëtes*, sendo registradas 11 das 29 espécies do Brasil, das quais nove são endêmicas às áreas de Floresta Atlântica da região e uma ocorre em áreas de Floresta Atlântica e no Pampa. Em Samambaias e Licófitas (2023) são citadas 119 espécies de samambaias e licófitas para o Pampa, contudo uma compilação atual, registra 161 espécies nativas, destes grupos, para o domínio do Pampa em território nacional (F. Gonzatti, comun. pess.). Em relação ao endemismo, não há registro de samambaias e licófitas nessa categoria.

A Região Nordeste representa uma interessante condição, onde diversos domínios (Floresta Atlântica, Caatinga, Cerrado e Amazônico) exercem influência na flora de samambaias e licófitas. Grande parte dessa região abriga o domínio da Caatinga, onde, na sua porção xérica (Caatinga *strictu sensu),* são registradas poucas espécies (Xavier et al., 2012), com apenas uma licófita endêmica a essa porção no Nordeste (*Isoëtes luetzelburgii* U. Weber). Outra espécie é restrita à área desse domínio, *Trachypteris gilliana* (Baker) Svenson, mas a distribuição dessa samambaia atinge o norte de Minas Gerais. Algumas áreas no Piauí apresentam um interessante mosaico de vegetação, como a Serra da Capivara e a Serra das Confusões, que ainda são pouco exploradas em relação à coleta de samambaias e licófitas. Na Serra das Confusões, encontramos o único registro de *Sticherus salinoi* L.V. Lima, por exemplo (Lima e Salino, 2018). Já nos encraves de Cerrado observados na Caatinga, são encontrados interessantes registros de espécies com distribuição disjunta, como *Cheilanthes eriophora* (Fée) Mett. e *Blechnum heringeri* Brade.

A maioria das espécies endêmicas da Região Nordeste ocorre nas matas do sul da Bahia e.g., *Polybotrya matosii* Canestraro & Labiak; *Selaginella mucugensis* Valdespino, porém algumas dessas espécies têm amplitude de distribuição do sul ao norte do Rio São Francisco (e.g., *Cyathea abreviata* I. Fernandes; *Megalastrum indusiatum* R.C. Moran et al.; *Mickelia pradoi* R.C. Moran, Labiak & Sundue). Representantes do domínio da Amazônia são registrados nos remanescentes encontrados no Maranhão, sendo que alguns se distribuem pelas áreas de Brejos de Altitude e florestas da costa, podendo chegar até o sul da Bahia (e.g., *Metaxya parkerii* (Hook. & Grev.) J.Sm.).

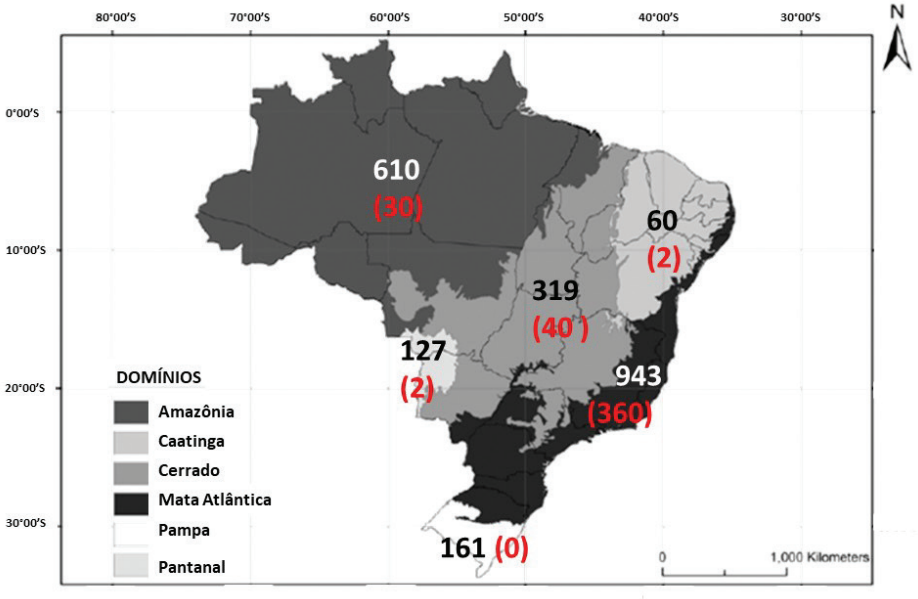
O Centro-Oeste aparece como a região com menor riqueza de espécies de samambaias e licófitas, sendo necessário ressaltar a escassez de trabalhos na região. Boa parte da região tem influência do Cerrado, apresentando uma considerável quantidade de espécies endêmicas a esse trecho do domínio. Também encontramos o domínio Amazônico e, com exclusividade para essa região política, o Pantanal. No Pantanal, encontramos apenas *Isoëtes dubsii* J.B.S. Pereira e *Cheilantes pantanalensis* E.L.M. Assis, Ponce & Labiak, como espécies endêmicas. O Pantanal apresenta a segunda menor riqueza de espécies de samambaias e licófitas, merecendo atenção pela carência de informações disponíveis na literatura. Embora Samambaias e Licófitas (2023) registre 62 espécies, o trabalho desenvolvido por Assis (2007), por exemplo, registrou 114 espécies de samambaias e licófitas para a borda oeste do Pantanal, em um total de 127 espécies para o domínio. Mesmo sendo de difícil delimitação e tendo algumas áreas características de outros domínios fitogeográficos, Graeff (2015) ressaltou que a complexidade desse domínio com sua dinâmica hídrica tornou-o peculiar. No Cerrado, encontramos cerca de 50 espécies endêmicas, das quais 18 estão restritas ao Centro-Oeste (principalmente do gênero *Anemia*), 10 à região Sudeste e as demais estão mais amplamente distribuídas (Samambaias e Licófitas 2023).

O número de espécies por domínio fitogeográfico (figura 2) evidencia a preferência de samambaias e licófitas pelos ambientes de florestas úmidas; fato amplamente discutido nas abordagens biogeográficas (Moran, 2008) que expõem as Florestas Atlântica e Amazônica com os maiores números de riquezas específicas. No Brasil, são reconhecidas cerca de 500 espécies endêmicas; dessas, cerca de 360 são endêmicas da Floresta Atlântica, 40 do Cerrado e 30 da Amazônia (figura 2). A Caatinga e o Pantanal figuram com duas espécies, cada. As demais espécies apresentam endemismo compartilhado entre dois ou mais domínios fitogeográficos.

Mesmo nos domínios fitogeográficos mais secos, a ocorrência de muitas espécies está associada a locais com certa umidade e com reservas ou cursos d'água. No Cerrado, por exemplo, a maioria das espécies ocorre em ambientes de formações florestais, principalmente nas matas de galeria (Mendonça et al., 1998). Na Caatinga, também é possível observar uma concentração de espécies em áreas que oferecem condições de micro-habitats com microclimas diferenciados ou em áreas que apresentam maior viabilização para retenção de umidade. Semelhantemente, no domínio Pampa, que é caracterizado por grandes áreas de pastagens, a maior riqueza de espécies é encontrada nos ambientes mais úmidos, que são associados à presença de florestas ao longo das margens dos rios e a regiões com topografia acentuada (M. Nervo, comun. pess.).

São poucas as espécies de samambaias e licófitas adaptadas a colonizar ambientes tipicamente xéricos no Brasil, as quais apresentam estratégias voltadas para o sucesso de permanência nesses ambientes com restrição hídrica. É comum a redução metabólica dessas plantas nos períodos mais secos, seja por meio da perda foliar ou da diminuição de superfície de exposição, por enrolamento, do corpo vegetal. Por exemplo, *Adiantum deflectens* Mart. (figura 3A) perde as folhas durante a estação seca e permanece com os rizomas vivos; e *Selaginella convoluta* (Arn.) Spring. (figura 3B; ver capítulo 13 deste livro – figura 4) enrola suas folhas como artifício de proteção contra a dessecação (Xavier, 2015). Essa última estratégia citada é observada também nas espécies *Pleopeltis burchellii* (Baker) Hickey & Sprunt ex A.R. Sm. Andrews e Windham, *Cheilanthes pohliana* Mett. e *Doryopteris concolor* (Langsd. et Fisch.) (Xavier, 2015; F. Athayde Filho, comun. pess.).

Figura 2: Riqueza de espécies de samambaias e licófitas nos domínios fitogeográficos do Brasil e o número de espécies endêmicas deste domínio (em vermelho)



Fonte do Mapa: Modificado de Forzza et al. (2010).

As espécies aquáticas das famílias Marsileaceae (com esporocarpos), Salviniaceae (com soros protegidos por indúsio) (figuras 3C-D) e Isoëtaceae (com o cormo subterrâneo protegendo os esporos), também se destacam nos ambientes secos, apresentando notável adaptação aos ambientes com sazonalidade marcante (figuras 3E-F) (Pereira et al., 2018; Xavier et al., 2012). No caso das Isoëtaceae, o próprio cormo pode resistir às estações desfavoráveis e voltar a produzir novas folhas com a disponibilidade de água (i.e., microfilos) (Pereira et al., 2018).

Figura 3: Exemplos de samambaias e licófitas adaptadas a ambientes secos; A – *Adiantum deflectens*; B – *Selaginella convoluta*; C – *Azolla filiculoides*; D – *Marsilea minuta*; E-F – *Isoëtes luetzelburgii*

Fonte: A-B: Sergio Xavier; C-F: Augusto Santiago.

A Floresta Atlântica possui uma grande extensão na costa brasileira, abrigando vários ecossistemas, sendo bastante heterogênea na sua composição e apresentando também áreas com diferentes históricos evolutivos. Salino e Almeida (2009) reportaram que, das espécies que ocorrem na Floresta Atlântica, cerca de 75% são encontradas em Floresta Ombrófila, destacando também as áreas de Floresta Estacional (48%) e Formações Campestres (17%). Essas áreas também são as mais representativas na porcentagem de espécies endêmicas. A distribuição da riqueza e endemismo não é homogênea nessa Floresta, e alguns centros de endemismo são reconhecidos nas análises de diversos grupos, com uma variação de três a cinco regiões (ver Prado e Hirai, 2014; Silva e Castelletti, 2004).

O centro de endemismo das samambaias e licófitas no Brasil, já mencionado anteriormente, corresponde à porção que vai do Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul (centro denominado Serra do Mar). Outras áreas comumente citadas como centro de endemismo para diversos grupos biológicos correspondem ao trecho Bahia-Espírito Santo (chegando até o norte do Rio de Janeiro) e o centro Pernambuco, que se refere às áreas da Floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco (ou Floresta Atlântica Nordestina) (ver Prado e Hirai, 2014; Santiago, 2006; Silva e Castelletti, 2004). A região Bahia-Espírito Santo também se destaca em relação à riqueza e ao endemismo de samambaias e licófitas em território nacional, porém o trecho da Floresta Atlântica Nordestina não apresenta endemismo desses grupos e possui uma riqueza relativamente mais baixa, quando comparada com a dos outros centros (Prado e Hirai, 2014; Santiago, 2006).

É interessante avaliar a riqueza e o endemismo de samambaias e licófitas na Floresta Atlântica Sul-Sudeste, comparando a situação com a Floresta Atlântica Nordestina e grande parte do domínio Amazônico, representado pelas suas terras baixas. Observa-se que essas duas últimas regiões sofreram grandes alterações em decorrência do último período de glaciação (ver Bigarella et al., 1975) e essas alterações históricas refletem grandes efeitos na conformação atual da diversidade de samambaias e licófitas. Parece evidente a ocorrência de forte redução na cobertura de formações florestais úmidas, provavelmente substituídas por vegetações xéricas durante o período sob influência climática do tropical árido.

O baixo número de endemismo no domínio Amazônico pode estar relacionado a esses eventos paleoclimáticos, de modo que, após os períodos de mudanças drásticas, essa região teve a sua flora restituída a partir da colonização por espécies de áreas fontes circundantes. Essa abordagem também é aplicável à porção da Floresta Atlântica Nordestina. Infere-se, portanto, que as formações da Floresta Atlântica Nordestina, em sua

maior parte, são mais recentes que Florestas de Altitude do Sudeste, que apresentam maiores números de endemismo associados a uma maior estabilidade ambiental ao longo do tempo, viabilizada pelas altitudes mais elevadas, como discutido anteriormente neste capítulo.

A flora de samambaias e licófitas da Floresta Atlântica Nordestina, apesar de sua baixa riqueza, apresenta elementos interessantes, que são compartilhados com a Amazônia, com a porção Bahia-Espírito Santo e com a porção da Serra do Mar (Santiago, 2006). Apesar de a maior parte dessa região ser de florestas de terras baixas, algumas áreas com a altitude mais elevada inseridas no domínio da Caatinga, conhecidas regionalmente como "Brejos de Altitude", apresentam uma flora com elementos mais raros na região, como espécies dos gêneros *Elaphoglossum*, alguns *Asplenium*, polipodiáceas gramitidoides e lycopodiáceas.

Na Floresta Atlântica Nordestina, uma outra condição que tem exercido efeitos sobre o número de espécies de samambaias e licófitas diz respeito à grande devastação que essa região vem sofrendo desde a colonização do país; restam hoje menos de 8% da sua área original (Tabarelli et al., 2002). É possível que o processo de devastação na Floresta Atlântica Nordestina tenha levado algumas espécies à extinção local, e outras, a ficarem restritas a poucas localidades (Santiago e Barros, 2002; Santiago, 2006). Espécies coletadas nas décadas de 1970 e 1980 não são mais encontradas em alguns fragmentos, como nas serras de Caruaru e Taquaritinga do Norte (obs. pessoal do primeiro autor). Ainda assim, estudos têm trazido o registro de novas ocorrências para a região, principalmente a partir de florestas serranas (Santiago et al., 2004; 2013). Contudo, essas áreas continuam sob constante ameaça da ação antrópica. Isso não é uma exclusividade da Floresta Atlântica Nordestina, mas essa região teve um elevado grau de fragmentação e perda de habitat. Alguns trabalhos na região Nordeste e Sul vêm sendo desenvolvidos na tentativa de compreender os efeitos da fragmentação sobre a comunidade de samambaias e licófitas e serão discutidos posteriormente.

Nesse contexto, é possível compreender o motivo de alguns estados do Nordeste apresentarem os menores números de espécies registradas no território nacional: Sergipe (70 spp.), Piauí (57 spp.) e Rio Grande do Norte (34 spp.) (tabela 1). Esses estados têm poucos fragmentos de Floresta Atlântica e, no caso do Piauí e do Rio Grande do Norte, têm grande representatividade em área territorial no domínio Caatinga. Por outro lado, a condução de estudos sistematizados nos ambientes propícios pode elevar os números de espécies registradas para essas localidades.

Por exemplo, um caso que pode ser indicado para esse tipo de ação é o de Sergipe. O primeiro autor deste capítulo realizou uma investigação parcial da flora de samam-

baias e licófitas desse estado por meio de consultas às bases de dados virtuais, visitas ao herbário local e realização de uma coleta de campo. Em uma única visita à Serra de Itabaiana, foram coletadas cinco espécies que não estavam registradas para esse estado na literatura ou nos herbários. Com a soma dos dados adquiridos por meio dessas três metodologias, pôde-se estimar a ocorrência de mais de 70 espécies (das quais, 48 estão listadas na Samambaias e Licófitas, 2023). O esforço e o trabalho em conjunto são essenciais para equilibrar os números da Flora do Brasil, levando-os mais próximo da realidade nas escalas estaduais. Para a Paraíba, por exemplo, são citadas 79 espécies, mas dados dos especialistas locais indicam a ocorrência de 105 espécies distribuídas entre as samambaias e as licófitas (Xavier et al., dados não publicados).

Os dados expostos até o momento evidenciam a importância de estudos florísticos e de revisão de grupos nos diversos domínios fitogeográficos do Brasil e em suas variadas fitofisionomias, para um maior conhecimento da flora de samambaias e licófitas e sua distribuição. Ao mesmo tempo, são necessárias "expansões" de abordagens e análises diversas para saber também o que influencia essa distribuição.

4. Considerações sobre os aspectos abióticos na dinâmica biológica das espécies

Muitas variáveis têm sido propostas como responsáveis pela alta riqueza de samambaias e licófitas documentadas nos trópicos, especialmente em florestas montanas (como já discutido neste capítulo). No geral, essas variáveis representam condições climáticas e outros parâmetros ambientais que exercem forte influência na riqueza e na composição regional de espécies: a estabilidade climática de algumas regiões ao longo do tempo, a variação altitudinal, o baixo déficit de pressão de vapor e a variabilidade de micro-habitats terrestres e epífitos que promovem condições ideais para o estabelecimento e o desenvolvimento dessas plantas (Barrington, 1993; Kreft et al., 2010; Moran, 1995).

Alguns estudos têm avaliado e corroborado o papel das variáveis pluviométricas como fatores-chave na diversidade de samambaias e licófitas. A precipitação, a evapotranspiração e a frequência e distribuição da precipitação total são reportadas em correlação positiva com a diversidade local e regional de espécies (Bickford e Laffan, 2006; Kessler, 2001; Lwanga et al., 1998). Essas informações encontram coerência a partir da dependência que as samambaias e as licófitas apresentam em relação à água para a reprodução sexuada (Page, 2002), bem como para a ocorrência de fases do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo assexual (Farias et al., 2018). No entanto,

as samambaias e licófitas não estão limitadas às Florestas Tropicais úmidas. Algumas zonas xéricas ou semixéricas aparecem como centros secundários de diversidade, como a parte norte e central do México e o sul da África (ver Given, 1993).

Explicações tradicionais para a distribuição de plantas têm assumido que as diferenças interespecíficas nos requerimentos de nicho enfatizam o papel do meio abiótico nos padrões de distribuição de espécies (McKane et al., 2002; Nervo et al., 2017; Potts et al., 2004; Silva, 2014; Silvertown et al., 1999; Whittaker, 1967). No caso das samambaias e das licófitas, o ponto forte desse argumento relaciona-se a algumas características dessas plantas, como: grande capacidade de dispersão, por esporos pequenos e leves; independência de qualquer vetor biológico para a reprodução e a dispersão; e um conjunto de adaptações ecofisiológicas específicas aos habitats de ocorrências (Barrington, 1993; Silva et al., 2014; Tryon, 1972). Essas características tornam as espécies desses grupos intimamente relacionadas aos fatores físico-ambientais, e lhes conferem propriedades estratégicas relacionadas à ampla distribuição.

Enfatizando a questão da dispersão, variável importante no processo de distribuição de espécies, podem-se destacar os valores estimados para a capacidade de dispersão das samambaias e das licófitas, segundo Tryon (1970): a distância aproximada de 800 km não caracteriza uma barreira significante, enquanto 1600 km já representa uma distância incomum de ser ultrapassada pela migração das plantas desses grupos. Um único indivíduo pode produzir milhões de esporos e, embora a maior parte desses esporos se dispersem por poucos metros, sabemos que outros podem se dispersar por milhares de quilômetros (Kessler, 2010; Schneller e Liebst, 2007; Tryon, 1989), o que confere uma elevada capacidade de dispersão às samambaias e às licófitas (Page, 2002).

Mas, se as samambaias e as licófitas dispersam-se por longas distâncias, por que não temos uma flora com composição mais homogênea? Talvez a resposta esteja na íntima relação que essas plantas apresentam com seus habitats específicos de ocorrência, como mencionado anteriormente. Chegar a regiões potenciais de colonização não é suficiente se as condições abióticas locais não estiverem de acordo com as exigências da espécie. Não é por acaso que, embora cosmopolitas, as samambaias e as licófitas apresentam centros de diversidade e endemismo, os quais, entre outros fatores (e.g., eventos de vicariância, processos históricos e antropização), estão associados com as condições físico-ambientais.

Geralmente, espécies que conseguem atingir elevada amplitude de distribuição são mais generalistas, apresentando maior plasticidade fenotípica. A espécie *Blechnum occidentale* L., por exemplo, ocorre do norte ao sul do Brasil (Samam-

baias e Licófitas, 2023) com registros em diferentes situações ambientais, mesmo em escala local. Outro exemplo interessante é trazido por Tryon (1970), que, ao analisar espécies em ilhas oceânicas, relatou o caso interessante de *Eriosorus cheilanthoides* (Sw.) A.F. Tryon (= *Jamesonia cheilanthoides* (Sw.) Christenh.), que ocorre na Ilha de Tristan da Cunha e no Monte Itatiaia (RJ), distantes cerca de 3.200 km entre si. O autor destaca que espécies com distribuições mais amplas normalmente apresentam maior amplitude ecológica, capazes de viver em diferentes tipos de habitat e mais fáceis de serem dispersas para ilhas.

Os estudos que avaliaram o papel das características abióticas na dinâmica biológica de samambaias e licófitas (e.g., Costa et al., 2019; Duivenvoorden et al., 2002; Jones et al., 2006; 2011; Kreft et al., 2010; Nervo et al., 2019; Tuomisto et al., 2003a) observaram um forte controle ambiental sobre a estruturação das comunidades dessas plantas. Uma vez que a influência dos processos ecológicos pode variar de acordo com escalas temporais (e.g., estágios sucessionais, tempo de colonização) e espaciais (e.g. micro-habitat, escala local, paisagem, escala regional e escala global), Karst et al. (2005) testaram os efeitos das características abióticas e da dispersão sobre a flora de samambaias e licófitas, considerando a escala local e a mesoescala em uma Floresta Temperada. Os autores constataram que as características abióticas foram as principais responsáveis pela distribuição das espécies, sendo evidenciado um padrão claro de distribuição das samambaias e licófitas por meio de um gradiente de umidade do solo ao longo das escalas.

Nas Florestas Tropicais, as diferenças climáticas atuam em escalas continentais e regionais (Dzwonko e Kornás, 1994; Marquez et al., 1997), enquanto outros fatores ambientais, como a disponibilidade hídrica, a luminosidade e as condições edáficas (i.e., características dos solos), tendem a determinar a distribuição das espécies em escalas regionais, mesoescala e escala local (Costa et al., 2019; Ferrer-Castán e Vetaas, 2005; Karst et al., 2005; Kesssler, 2001; Nervo et al., 2019; Page, 2002; Richard et al., 2000; Tuomisto e Poulsen, 1996; 2000).

A combinação desses fatores ambientais, em associação com outras características locais, favorece as Florestas Tropicais na amplitude de sua heterogeneidade ambiental, a qual apresenta grande importância para a ecologia das samambaias e licófitas (Jones et al., 2008). Algumas dessas relevantes características locais são os diferentes tipos de substratos (Tuomisto e Poulsen, 1996; Tuomisto et al., 2002; 2003a; Young e León, 1989), a topografia (Bernabe et al., 1999; Poulsen e Nielsen, 1995) e a própria estrutura florestal (e.g., estágios sucessionais e estrutura vertical) (Arens e Baracaldo, 1998; Bittner e Breckle, 1995; Tanner, 1983).

4.1. Altitude

Conforme já mencionado, as áreas de elevada altitude são as que detêm a maior riqueza em número de espécies de samambaias e licófitas ao redor do planeta. No Brasil, Brade (1942), para a Serra do Itatiaia (RJ), e Windisch e Tryon (2001), para a Serra Ricardo Franco (MT), trazem significativas contribuições sobre a importância da altitude na riqueza e na composição da flora local. Os autores abordam a distribuição das espécies encontradas, indo desde espécies com ampla distribuição a interessantes casos de disjunções; como os elementos andinos, discutindo os aspectos que podem ter contribuído para sua composição, como a expansão e retração das florestas, de acordo com mudanças no paleoclima em razão dos ciclos glaciais.

Nesse sentido, o aspecto histórico das áreas montanhosas também se revela um importante fator na riqueza e no endemismo das samambaias e licófitas. Eventos paleoclimáticos são associados ao reduzido número de espécies da flora da África Tropical e ao baixo número de espécies endêmicas verificado na Argentina, onde as alterações de clima foram mais marcantes (Kornás, 1993; Ponce et al., 2002; Tryon, 1986). Na Argentina, por exemplo, apenas 4,5% da flora de samambaias e licófitas são endêmicas (M. Arana, comun. pess.).

Na América do Sul, na região dos Andes e na porção sudeste da Floresta Atlântica brasileira, as condições climáticas permaneceram mais estáveis ao longo do tempo, possivelmente tendo poucas alterações na vegetação (Bigarella et al., 1975). Essa estabilidade, associada à diversidade de habitats dessas regiões montanas, ofereceu condições ideais para a diversificação de samambaias e licófitas (Kornás, 1993; Tryon, 1986); uma vez que houve um maior tempo para eventos de especiação. Ambas as regiões supracitadas são consideradas centros de diversidade e endemismo na América (Tryon, 1986), como comentado anteriormente. Em uma faixa estreita da costa do Chile, atingindo a Argentina, denominada Centro Temperado Sul, onde as alterações também não foram tão severas e mantiveram a estabilidade de uma área florestal, apesar de apresentar poucas espécies, são registrados 77% dos endemismos continentais argentino-chilenos, de samambaias e licófitas (Arana, 2019; Ponce et al*.,* 2002).

Alguns estudos têm buscado compreender como a altitude e outros fatores abióticos interagem na determinação da dinâmica biológica de samambaias e licófitas. Muitos desses trabalhos têm mostrado que a diversidade de espécies é maior nas zonas intermediárias de altitude nas florestas tropicais, com decréscimos nas

faixas altitudinais de extremidades (Carvajal-Hernández, 2017; Hernández-Rojas, 2018; Paciencia, 2008; Syfert, 2018). Essa constatação contempla, inclusive, as espécies epífitas; que contribuem efetivamente para o incremento (e.g., 40%, Hernández-Rojas et al., 2020) da riqueza de samambaias e licófitas nas florestas tropicais de altitude. Essas áreas intermediárias de altitude geralmente coincidem com as zonas florestais que são envolvidas por névoa de umidade, ideais para o estabelecimento de organismos epifíticos (Kessler et al., 2011; Syfert, 2018). Em contraponto, tem sido observado que florestas úmidas de altitude apresentam maior sensibilidade às alterações antrópicas (Carvajal-Hernández, 2017; Carvajal-Hernández e Krömer, 2015), possivelmente porque mudanças na estruturação florestal dessas áreas causam variações de efeitos acentuados nos seus microclimas. Dada a importância desse tipo florestal para a diversidade biológica e ecossistêmica, é imprescindível o investimento de esforços para sua conservação.

No Brasil, alguns dados de estudos para Floresta Atlântica de altitude mostram que as cotas altitudinais se diferenciam entre si quanto à composição florística, apesar das cotas adjacentes serem mais similares; alguns autores, inclusive, sugerem várias espécies indicadoras de determinadas faixas de altitude ou de formação florestal associada às diferentes elevações (Damasceno, 2015; Paciencia, 2008; Nervo et al., 2017).

Em perspectiva de diferentes escalas, local e regional, Paciencia (2008) observou que cotas altitudinais semelhantes, mesmo em morros distantes, eram mais similares quanto à composição florística do que cotas adjacentes de uma mesma montanha. Essas diferenças podem ser explicadas pelas variações nos atributos ambientais importantes para riqueza e composição de espécies que, às vezes, têm diferenciação muita marcada em nível local, como a inclinação do terreno, os fatores edáficos e a estrutura florestal (Costa et al., 2019; Damasceno, 2015; Paciencia, 2008).

Os autores acima citados trazem uma interessante discussão sobre a contribuição dos modelos de diferenciação de nicho e de capacidade de dispersão para as samambaias e licófitas. No geral, apesar de apresentarem elevada amplitude de dispersão, as composições de samambaias e licófitas são mais similares em áreas mais próximas; mas esses grupos de plantas também estão sujeitos aos efeitos dos gradientes edáficos e estruturais das florestas tropicais em diferentes escalas, como ressaltaram Costa et al. (2019), Jones et al. (2011), Paciencia e Prado (2005a), Tuomisto et al. (2002) e Zuquim et al. (2007).

4.2. Disponibilidade hídrica, luminosidade e temperatura

Considerando as características dos micro-habitats onde as espécies de samambaias e licófitas se estabelecem, variáveis como disponibilidade hídrica, luminosidade e temperatura representam fatores-chave na ecologia desses vegetais, influenciando desde a germinação dos esporos até o estabelecimento do gametófito e dos esporófitos jovens, processos que representam importantes gargalos na ecologia desses grupos (Durand e Goldstein, 2001; Hiendlmeyer e Randi, 2007; Page, 2002; Ranal 1995).

Conforme discutido anteriormente, as maiores diversidades de samambaias e licófitas estão associadas às florestas úmidas, sobretudo nas regiões tropicais. Não é coincidência que esse preferencial de ocorrência combine disponibilidade hídrica e energia (térmica e luminosa). Tanto a oferta quanto o potencial de retenção de recursos hídricos são determinantes para a persistência de espécies desses grupos nos ambientes. Nesse sentido, a conciliação entre umidade, luz e quantidade de calor exerce forte controle sobre a ecologia de samambaias e licófitas, considerando suas estratégias de manutenção do balanço hídrico.

De fato, a maioria das samambaias e licófitas apresenta pouco controle sobre seu potencial evaporativo, sobretudo se comparado às plantas com sementes; dependendo, desse modo, da disponibilidade hídrica do ambiente (Brodribb e McAdam, 2011; Page, 2002). Para esses grupos vegetais, a umidade é um fator crucial para o estabelecimento e a manutenção de diversidade nos mais variados tipos de habitats (Abotsi, 2020; Bickford e Laffan, 2006; Ferrer-Castán e Vetaas, 2005; Kessler et al., 2014).

A luminosidade influencia, principalmente, o estabelecimento das espécies, porque a fase gametofítica do ciclo de vida de muitas samambaias e licófitas é intolerante à dessecação. A incidência direta de luz pode comprometer a vitalidade do gametófito, condicionando seu estabelecimento em locais úmidos e sombreados, o que afeta os padrões de distribuição do esporófito, apesar de essas fases serem independentes (Page, 2002; capítulos 1 e 10 deste livro).

Algumas samambaias e licófitas, mesmo indivíduos adultos, são intolerantes à elevada luminosidade. A família Hymenophyllaceae, por exemplo, apresenta folhas com baixo ponto de saturação (Benzing, 1987); com lâminas foliares compostas por uma fina camada de células, com cutícula reduzida (ou ausente) e sem estômatos (Simpson, 2010). No sentido dessas particularidades adaptativas, é consenso reconhecer o papel da luminosidade, principalmente em sinergismo com a temperatura, como fator de seleção para composição florística de samambaias e licófitas (e.g., Jones et al., 2011; Tuomisto e Poulsen, 1996). Existe, inclusive, uma classificação proposta por Rizzini

(1997), amplamente adotada na literatura, referente ao nível de tolerância que a planta apresenta em relação à luz (e.g., ciófila – plantas de sombra; heliófila – plantas de sol).

4.3. Condições edáficas

Outro aspecto que merece destaque é a relação das samambaias e licófitas com as condições edáficas do ambiente. Estudos na Amazônia vêm avaliando essa relação e discutindo a composição florística das áreas em resposta ao tipo de solo (Ruokolainen et al., 2007; Tuomisto e Poulsen, 1996; Tuomisto et al., 2002; 2003b). Na Floresta Atlântica, a riqueza de samambaias e licófitas responde a atributos físicos e químicos do solo, como a profundidade, teores de argila e silte, umidade, pH, matéria orgânica, fósforo e soma de bases (Costa et al., 2019; Nervo et al., 2019; Paciencia, 2008; Silva et al., 2013).

O solo possui forte propriedade na diferenciação de nicho e, consequentemente, na determinação das comunidades e populações de samambaias e licófitas em diversas escalas ecológicas (Costa et al., 2019; Jones et al., 2011). Em destaque para a comunidade epifítica, a qual possui muitos representantes de samambaias e licófitas, os efeitos dos fatores edáficos para esse grupo ecológico podem atuar de forma indireta, uma vez que, além de influenciar o estabelecimento dos forófitos, a disponibilidade de nutrientes associada à qualidade do solo interfere na riqueza, na composição e na abundância de espécies epífitas (Benner e Vitousek, 2007; Boelter et al., 2014; Cardelús e Mack, 2010; Gentry e Dodson, 1987; Suriyagoda et al., 2017).

Em relação à estrutura filogenética, Lehtonen et al. (2015) demonstraram o efeito marcante das condições edáficas sobre a representatividade de diferentes linhagens na composição de comunidades de samambaias e licófitas em florestas de terras baixas no Brasil (Amazônia Central) e Panamá. Nesse estudo, observou-se que a diversidade filogenética aumenta com a fertilidade do solo, sendo essa condição mais importante que o gradiente de pluviosidade. Em consequência, destaca-se a importância da variação edáfica na estruturação de samambaias em escala de tempo evolutivo. Adicionalmente, vários gêneros de samambaias apresentaram forte conservação de nicho edáfico, tanto em solos pobres quanto ricos, ao passo que muitos outros gêneros irradiaram para abranger uma faixa edáfica ampla.

Essa relação estreita das samambaias e licófitas com os fatores edáficos, associados aos seus nichos de ocorrência, tem sinalizado muitas dessas plantas como indicadoras de condições específicas de solo (Ruokolainen et al., 1997; Salovaara et al., 2004; Sirén et al., 2013; Tuomisto e Poulsen, 1996; Tuomisto

et al., 2003b; Zuquim et al., 2014). Nesse sentido, as espécies podem apresentar diferentes padrões de afinidades de acordo com as características edáficas dos hábitats, como observado por Tuomisto et al. (1998) para algumas espécies do gênero *Adiantum* na Amazônia ocidental, onde a ocorrência e a abundância das espécies variaram de acordo com a textura (i.e., teores de areia, silte e argila) e concentrações de base dos solos.

De forma similar, espécies de *Polybotrya* apresentaram um padrão consistente de diferenciação de nichos edáficos na Amazônia (Tuomisto, 2006); e, em Floresta Atlântica altitudinal do Paraná, *Schizaea elegans*, *Cyathea atrovirens* (Langsd. e Fisch.) Domin e *Elaphoglossum nigrescens* (Hook.) T, Moore ex Diels mostraram preferência a solos arenosos, enquanto *Alsophila setosa* Kaulf. e *Selaginella flexuosa* Spring têm afinidade com solos de pH pouco ácido (entre 4,0 e 4,2) (Paciencia, 2008).

É importante ressaltar que a maior parte dos estudos sobre a relação entre as samambaias e as licófitas com fatores ambientais, bem como seu papel como indicadoras de condições edáficas, foram realizados na Amazônia (e.g., Ruokolainen et al., 1997; Tuomisto e Poulsen, 1996; Tuomisto et al., 2003b; Zuquim et al., 2014). Desse modo, mais estudos são necessários para identificar se esse padrão pode ser aplicado para outras vegetações da Floresta Tropical. Costa et al. (2019) trazem uma contribuição nesse sentido, mostrando que, em escala local (fina escala), tanto a diversidade quanto a composição de espécies de samambaias respondem às propriedades de disponibilidade de nutrientes e acidez do solo para remanescentes de Floresta Atlântica da região Nordeste.

Além dos gradientes ambientais naturais (ex. clima, solo, relevo) que são determinantes para a ocorrência e distribuição das espécies, existem os gradientes de transformações artificias ou antrópicas que alteram os ecossistemas e influenciam a distribuição, a permanência e a colonização das espécies. No Brasil, além dos processos de desenvolvimento urbano e industrial, as práticas de produção pecuária e agrícola estão entre os principais agentes artificiais que modificam a ocupação dos solos e das paisagens, ocasionando a fragmentação e a perda de habitats naturais. A dinâmica biológica das samambaias e licófitas é fortemente afetada por essas alterações ambientais ocasionadas pela atividade humana. Entender as relações de consequência que esses grupos vegetais apresentam, como respostas a esses processos, representa uma ferramenta-chave para subsidiar medidas de conservação, especialmente nos ecossistemas mais ameaçados como a Amazônia e a Floresta Atlântica.

4.4. Fragmentação e perda de habitat

A análise das respostas das samambaias e licófitas às alterações ambientais causadas pela antropização também é uma importante vertente para se entender a distribuição desses vegetais em alguns ecossistemas, já que muitos deles tendem a perecer em condições adversas, principalmente as epífitas (Sota, 1971). Os trabalhos com essa abordagem ainda são poucos no Brasil, embora possibilitem nortear estratégias de conservação e fazer inferências biogeográficas.

A fragmentação de habitat é o processo pelo qual áreas contínuas e extensas de ambientes naturais são eliminadas e divididas, resultando em dois ou mais fragmentos de habitat de tamanhos e formas variadas, tipicamente isolados uns dos outros por uma paisagem fortemente modificada ou degradada, oriunda de atividades humanas, como, por exemplo, plantações, pastos, estradas e habitações (Primack e Rodrigues, 2001; Ricklefs, 2016). Esse processo representa uma das mais importantes transformações ambientais que afeta significativamente a abundância e a distribuição de espécies nas paisagens atuais, que têm ocasionado a atual crise de extinção de espécies e, consequentemente, do valioso patrimônio genético da biodiversidade (Fahrig, 2003; Laurance, 1999; Myers, 1988).

A fragmentação traz consequências ecológicas importantes, como o aumento drástico e a criação de novas áreas de borda nos fragmentos produzidos (Murcia, 1995; Primack e Rodrigues, 2001). Por se localizarem na porção limite do fragmento de habitat, as espécies localizadas na borda (zona de transição entre o centro do habitat e a área desmatada) ficam suscetíveis às áreas externas degradadas. Por essa razão, os microambientes de áreas de borda são diferentes daqueles encontrados no centro (interior) do fragmento, sobretudo, em relação à maior exposição aos agentes climáticos externos, que ocasionam o aumento nos níveis de temperatura, intensidade luminosa e incidência de ventos, os quais atuam na diminuição da umidade relativa do ar (Laurance et al., 1997; Murcia, 1995; Primack e Rodrigues, 2001).

Além disso, o aumento na proporção das áreas de borda acarreta menor quantidade de área de interior inalterada e torna o centro (núcleo) do fragmento mais próximo dessas regiões de influência externa. Esses efeitos são, por vezes, evidentes até 500 metros para dentro da floresta; porém, são mais evidentes nos primeiros 35 metros (Laurance, 1991; Primack e Rodrigues, 2001). Associadamente, a dinâmica biológica de um fragmento também pode ser fortemente influenciada pela forma e pelo tamanho do remanescente de habitat, pois fragmentos menores

e com formato longilíneo tendem a ser dominados pelos efeitos de borda que, por sua vez, está associado a uma baixa qualidade de habitat e a uma menor quantidade de área núcleo (Fox et al., 1997; Honnay et al., 1999; Primack e Rodrigues, 2001).

Por fim, a dinâmica biológica de uma paisagem fragmentada também é fortemente influenciada pelo distanciamento entre os remanescentes produzidos pelo processo de fragmentação, esse isolamento, que pode atuar como uma barreira para algumas espécies, impedindo o fluxo reprodutivo, a dispersão, a migração, e, consequentemente, interferindo na manutenção de suas populações (Kolb e Lindhorst, 2006; Primack e Rodrigues, 2001).

Geralmente, em termos de Florestas Tropicais, essas alterações sofridas pelos habitats originais atuam negativamente sobre a biodiversidade, pois muitas espécies de plantas e animais são adaptadas de forma precisa a certas condições ambientais (Laurance, 1999; 2002; Myers, 1988). No caso da Floresta Atlântica no Brasil, onde o processo de fragmentação florestal está associado à perda e à homogeneização de habitats (por meio da conversão de áreas florestais em monoculturas), fica difícil isolar o estudo desses dois processos, pois, embora sejam distintos, agem em sinergismo (Silva et al., 2014).

O processo de perda e fragmentação de habitats que a Floresta Atlântica vem sofrendo tem tornado muitos de seus remanescentes inviáveis para a manutenção da diversidade biológica. Atualmente, resta apenas de 11,4% a 16% de representação original desse domínio fitogeográfico, em que a maior parte dos remanescentes se constitui de fragmentos pequenos (com menos de 50ha), distantes (isolados) entre si e circundados por matrizes hostis (Ribeiro et al., 2009).

Mas por que utilizar as samambaias e licófitas como ferramentas biológicas em estudos de fragmentação de habitat (ou em outras abordagens ecológicas)? Além das particularidades ecológicas citadas previamente (ex. independência de vetores bióticos e nichos ambientais bem delimitados), esses vegetais: 1– são relativamente fáceis para determinação individual durante a coleta de dados em campo (morfoespécies), de forma que se torna viável contabilizar e monitorar populações ao longo de um determinado espaço de tempo; 2– apresentam uma resposta mais rápida às alterações abióticas se comparado com outras plantas, como as árvores; e 3 – são facilmente associados às condições ambientais específicas, dadas as suas propriedades morfofisiológicas mais simples em comparação às angiospermas.

Desse modo, samambaias e licófitas constituem importantes bancos de dados das características dos ambientes onde ocorrem, indicando que os efeitos sofridos na sua capacidade de colonização e distribuição espacial podem ser atribu-

ídos diretamente aos fatores abióticos ambientais. Isso torna o grupo tecnicamente interessante para os estudos dos efeitos antrópicos de impactos na estrutura dos ecossistemas (Silva et al., 2011; 2014).

Como a fragmentação e a perda de habitat afetam a comunidade de samambaias e licófitas? Com o intuito de esclarecer as consequências do processo de fragmentação e perda de habitat sob esses grupos vegetais, alguns estudos foram desenvolvidos no Brasil, sendo a maioria desenvolvido em remanescentes de Floresta Atlântica. A concentração dos trabalhos em áreas de Floresta Atlântica pode estar atrelada à maciça fragmentação e à perda de habitat aliada a elevados graus de endemismo e diversidade desse ecossistema (Myers, 2000). Além disso, a Floresta Atlântica é um retrato atual do processo de fragmentação que os habitats naturais vêm sofrendo, seus remanescentes apresentam todas as mudanças estruturais ocasionadas pela devastação de suas áreas e exploração de seus recursos.

No Brasil, os primeiros trabalhos realizados com essa temática envolvendo os grupos das samambaias e das licófitas foram desenvolvidos por Paciencia e Prado (2004; 2005a; 2005b), que avaliaram os efeitos da perda de habitat e do efeito de borda na comunidade dessas plantas em uma paisagem fragmentada no Sul da Bahia. Constataram que os interiores de florestas constituem ambientes totalmente distintos daqueles de borda, no que se refere à composição florística e riqueza das assembleias de samambaias e licófitas estudadas, com o maior número de espécies ocorrendo no ambiente de interior das matas contínuas. Entretanto, não observaram diferenças entre as abundâncias das espécies nos diferentes tratamentos.

Os autores indicaram as florestas da paisagem analisada como heterogêneas quanto aos aspectos ambientais devido aos processos ocasionados pela fragmentação de habitat, a qual funciona como um importante agente determinante no estabelecimento e na distribuição das espécies, uma vez que leva à formação de ambientes variados, e esses se tornam selecionadores das espécies capazes de colonizá-los.

Padrões semelhantes também foram observados em outros estudos realizados em fragmentos de Floresta Atlântica ocorrentes em áreas dos estados de Pernambuco e Alagoas (Barros et al., 2006; Pereira, 2012; Pereira et al., 2014; Silva et al., 2011; 2014;). Mais especificamente sobre os efeitos de borda, Silva et al. (2011; 2014) e Pereira et al. (2014) confirmaram a influência negativa que as áreas de borda apresentam para a riqueza, abundância e diversidade das samambaias e licófitas, provavelmente devido às condições microclimáticas características desses

ambientes. Além disso, corroboraram o papel que as áreas de borda exercem na seleção da composição florística quando comparadas aos interiores de floresta.

No que se refere ao tamanho florestal, os parâmetros biológicos das samambaias e licófitas (riqueza, abundância e diversidade) têm apresentado relação positiva com a extensão da área florestada, e a afinidade florística também é maior entre fragmentos florestais com tamanhos similares (Barros et al., 2006; Pereira, 2012; Silva, 2014; Silva et al., 2014).

Outras variáveis associadas aos processos de fragmentação e perda de habitat também já foram avaliadas quanto aos seus efeitos sobre as samambaias e as licófitas, como grau de isolamento entre fragmentos florestais, tipo de matriz circundante, tamanho da área núcleo (ambiente de interior) e forma do fragmento florestal (e.g., Pereira, 2012; Silva et al., 2014). Silva et al. (2014) não observaram influência do tipo de matriz circundante (pasto e cana-de-açúcar) e do grau de isolamento sobre a riqueza, a abundância, a diversidade e a composição de samambaias e licófitas.

Porém, o trabalho desenvolvido por Pereira (2012) constatou que fragmentos mais próximos entre si (grau de isolamento), com maior área núcleo e com a forma mais próxima de um círculo, apresentaram o maior número de espécies de pteridófitas e os maiores índices de diversidade. Assim, os autores constataram que os efeitos da fragmentação e da perda de habitat exercem influência negativa sobre a comunidade de pteridófitas na paisagem analisada, representada pela restrição de habitats adequados para ocorrência dessas plantas (interior de floresta), que, por sua vez, mostra-se sensível às mudanças causadas pelo desmatamento, supressão de área núcleo e o isolamento entre os remanescentes.

Pode-se observar que os resultados dos trabalhos citados divergem em alguns pontos entre si, esse fato indica a necessidade da realização de mais estudos abordando o tema, visando a maiores elucidações. Porém, vale ressaltar que todos os estudos realizados em áreas de Floresta Atlântica no Nordeste observaram algum efeito negativo nas samambaias e licófitas vinculado à fragmentação e à perda de habitat. Possivelmente, as alterações nos ambientes naturais determinam e limitam a distribuição das comunidades de samambaias e licófitas ocorrentes nas áreas de estudo, uma vez que cada espécie responde diferencialmente às condições ambientais, devido às adaptações e às tolerâncias fisiológicas necessárias para que elas habitem com sucesso ambientes antropizados.

De uma maneira geral, a expressiva representatividade das espécies generalistas (63%), indiferentes ao tipo de ambiente e encontradas, tanto na borda,

quanto no interior das florestas, indicam depauperação dos remanescentes estudados. Essas espécies são amplamente distribuídas tanto na região Nordeste quanto em território nacional e possuem uma maior plasticidade aos ambientes em que habitam, ocorrendo tanto em florestas com considerável estado de conservação quanto em áreas fortemente alteradas.

Entre os representantes restritos ao ambiente de borda, podemos destacar, *Pteridium* spp., que, na maioria dos trabalhos, foi encontrado em grande abundância. Trata-se de espécies heliófilas, pioneiras e bastante adaptadas a locais abertos ou recentemente perturbados. São altamente competitivas, sendo comum se reproduzirem de forma vegetativa, conseguindo formar grandes populações nos ambientes onde ocorre, em detrimento de outras espécies. Apenas 28% das espécies (citadas na maioria dos trabalhos realizados) são restritas ao ambiente de interior, demonstrando que a fragmentação e a contínua perda de habitat podem levar à substituição das espécies mais sensíveis pelas espécies tolerantes aos impactos causados por esse processo, resultando no empobrecimento e na descaracterização da flora nativa.

Com relação ao trabalho realizado no sul do Brasil, Silva e Schmitt (2015) desenvolveram estudos em uma Floresta Nacional de Araucária. Os autores demonstraram que os efeitos de borda de dois sítios exercem um impacto negativo sobre a riqueza de samambaias, com a maior riqueza observada nas áreas de interior. Os autores esclareceram que o resultado pode ser explicado pelo fato de as áreas de interior possuírem alto nível de umidade do solo, combinada com camada de serrapilheira mais fina e maior proporção de cobertura do dossel, sendo fatores que favorecem a ocorrência e a maior riqueza de espécies nesse ambiente.

5. Considerações finais

Aspectos sobre a distribuição das samambaias e licófitas têm sido discutidos desde o século XIX, com contribuições de diversos pesquisadores ao longo do tempo. Na verdade, toda a pesquisa de Rolla Tryon, e seu grupo, por tratar de uma multidisciplinaridade taxonômica, florística e ecológica em diferentes partes do mundo, serviu de alicerce para o conhecimento da distribuição das samambaias e licófitas ao redor do mundo. Além disso, discussões sobre diversos aspectos da biogeografia das samambaias e licófitas e importantes referências podem ser encontradas nos trabalhos oriundos de três simpósios com o tema (Barrington e Kato, 1993; Moran, 2001; 2007) e nas considerações feitas por Moran (2008),

Kessler (2010) e, com foco na Floresta Atlântica brasileira, Prado e Hirai (2014). Muitos questionamentos e ideias foram surgindo com base nos trabalhos realizados, suscitando pesquisas relacionadas a origens de floras, relação biogeográfica de espécies de determinadas regiões e os efeitos de vicariância e dispersão.

Nessa perspectiva, Haufler (2007) destaca que estudos de filogenia passaram a ser um importante *start* para entender a origem e a relação entre os indivíduos/espécies e os eventos necessários para o estabelecimento das floras. Os estudos de filogenia permitem inferências mais robustas sobre as considerações biogeográficas dos grupos, e análises com foco em filogeografia também poderão ajudar a elucidar muitas questões (Prado e Hirai, 2014). Nesse contexto, é possível entender quais são os indivíduos/espécies com afinidade filogenética e quais espécies são similares devido a uma convergência morfológica (Scheneider, 2013), e a relação da evolução dos grupos com o meio (Lehtonen et al., 2015), o que caracteriza os estudos moleculares como uma ferramenta importante nos estudos biogeográficos das samambaias e licófitas.

Atualmente, o número de estudos com diferentes abordagens com as samambaias e licófitas tem crescido mundialmente e caracterizado um banco de dados importante para o entendimento dos padrões de distribuição de suas espécies. Os trabalhos taxonômicos nos seus diferentes níveis hierárquicos, assim como os ecológicos em nível de comunidades, populações e até mesmo de espécies, associados à filogenia molecular, têm trazido informações que podem ser sobrepostas na investigação acerca dos fatores determinantes para ocorrência das espécies em diferentes escalas espaciais e temporais.

Agradecimentos

Agradecemos à Dr.ª Michelle Helena Nervo pela leitura crítica do capítulo e sugestões que foram essenciais na reestruturação de algumas partes e a Dr.ª Thais Elias Almeida pela concessão das fotos.

Referências

Abotsi, K. E. et al. "Ecological drivers of pteridophyte diversity and distribution in Togo (West Africa)". *Ecological Indicators,* 2020, 108, p. 1-11.

Almeida, T. E. *Análise quantitativa da distribuição das espécies de pteridófitas ocorrentes no estado de Minas Gerais, Brasil* (Dissertação). UFMG, 2008.

Almeida, T. E. e Salino, A. "Thirteen new records of ferns from Brazil". *Biodiversity Data Journal*, 2015, 3, e4421.

Almeida, T. E. e Salino, A. "State of the art and perspectives on neotropical fern and lycophyte systematics". *Journal of Systematics and Evolution,* 2016, 54, p. 679-690.

Andrade, B. O. et al. "Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands". *Botanical Journal of the Linnean Society,* 2018, 188 (3), p. 250-256.

Arana, M. D. "Vinculaciones biogeográficas de la flora de licofitas y helechos del Cono Sur de Sudamérica". *Anais do 70° Congresso Nacional de Botânica*. Maceió: Sociedade Botânica do Brasil, 2019.

Arens, N. C. e Baracaldo, P. S. "Distribution of tree ferns (Cyatheaceae) across the successional mosaic in an Andean cloud forest, Nariño, Colombia". *American Fern Journal,* 1998, 88 (2), p. 60-71.

Assis, E. L. M. *Pteridófitas da borda oeste do Pantanal Sul-Matogrossense, Brasil* (Dissertação). UFPR, 2007.

Barbosa-Silva, R. G. et al. "Over the hills and far away: New plant records for the Guayana Shield in Brazil". *Brittonia*, 2016, 68 (4), 397-408.

Barrington, D. S. "Ecological and historical factors in fern biogeography". *Journal of Biogeography*, 1993, 20, p. 275-280.

Barrington, D. S. E Kato, M. "Changing concepts in the biogeography of pteridophytes: The biogeography symposium at the 1990 Progress in Pteridology Conference – Ann Arbor, Michigan". *Journal of Biogeography*, 1993, 20 (3), p. 249-253.

Barros, I. C. L. et al. "Pteridófitas". In Porto, C. K et al. (Orgs.). *Diversidade Biológica e conservação de Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 2006, p. 148-171.

Benner, J. M. e Vitousek, P. M. "Development of a diverse epiphyte community in response to phosphorus fertilization". *Ecology letters*, 2007, 10 (7), p. 628- 636.

Benzing, D. H. "Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptative diversity". *Annals of the Missouri Botanical Garden,* 1987, 74 (2), p. 183-204.

Bernabe, N. et al. "Tree ferns in the interior and at the edge of a Mexican cloud forest remnant: spore germination and sporophyte survival and establishment". *Biotropica*, 1981, 31 (1), p. 83-88.

BFG – The Brazil Flora Group. "Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC)". *Rodriguésia*, 2018, 69 (4), p. 1513-1527.

Bickford, S. A. e Laffan, S. W. "Multi-extent analysis of the relationship between pteridophyte species richness and climate". *Global Ecology and Biogeography*, 2006, 15 (6), p. 588-601.

Bigarella, J. J. et al. "Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil". *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 1975, 47 (supl.), p. 411-464.

Bittner, J. e Breckle, S. W. "The growth rate and age of tree fern trunks in relation to habitats". *American Fern Journal*, 1995, 85 (2), p. 37-42.

Boelter, C. R. et al. "A tangled web in tropical tree-tops: effects of edaphic variation, neigh bourhood phorophyte composition and bark characteristics on epiphytes in a central Amazonian forest". *Journal Vegetation Science,* 2014, 25, p. 1090-1099.

Brade, A. C. "A composição da flora pteridófita do Itatiaia. Contribuição para a fitogeografia dessa região". *Rodriguésia*, 1942, 6 (15), p. 29-43.

Brade, A. C. "A flora do Parque Nacional do Itatiaia". *Parque Nacional do Itatiaia, Boletim*, 1956, 5, p. 7-85.

Brodribb, T. e Mcadam, S. "Passive origins of stomatal control in vascular plants". *Science,* 2011, 331, p. 582-585.

Cardelús, C. L. e Mack, M. C. "The nutrient status of epiphytes and their host trees along an elevational gradient in Costa Rica". *Plant Ecology*, 2010, 207, p. 25-37.

Carvajal-Hernández, C. I. et al. "Conservation value of disturbed and secondary forests for ferns and lycophytes along an elevational gradient in Mexico". *Applied Vegetation Science,* 2017, 20, p. 662-672.

Carvajal-Hernández, C. e Krömer, T. "Riqueza y distribución de helechos y licófitos en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México". *Botanical Sciences*, 2015, 93, p. 601-614.

Carvalho, F. A. et al. "New Country and Regional Records from the Brazilian Side of Neblina Massif". *American Fern Journal*, 2012, 102 (3), p. 228-232.

Christ, H. "Die Geographie der Farne". Jane: Verlag von Gustav Fischer, 1910.

Cochran, A. T. et al. "*Tryonia*, a new taenitidoid fern genus segregated from *Jamesonia* and *Eriosorus* (Pteridaceae)". *Phytokeys*, 2014, 35, p. 23-43.

Copeland, E. B. "Fern Evolution in Antarctica". *Phlippine Journal of Science,* 1939, 2 (70): p. 157-188.

Costa, L. E. N. et al. "Community responses to fine-scale environmental conditions: Ferns alpha and beta diversity along Brazilian Atlantic forest remnants". *Acta Oecologica,* 2019, 101, 103475.

Damasceno, E. R. *Estrutura e diversidade das Samambaias e Licófitas em um gradiente altitudinal na Floresta Atlântica do Rio de Janeiro, Brasil* (Tese). UFRJ, 2015.

"Davalliaceae". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB610091>. Acesso em: 11 mar. 2023.

Drummond, G. M. "Introdução". In Machado, A. B. M. et al. (Orgs.). *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção*. Brasília/Belo Horizonte: MMA/Fundação Biodiversita, 2008, pp 39-42.

Duivenvoorden, J. F. et al. "Beta diversity in tropical forests". *Science*, 2002, 295 (5555), p. 636-637.

Durand, L. Z. e Goldstein, G. "Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii". *Oecologia*, 2001, 126, p. 345-354.

Dzwonko, Z. e Kornás, J. "Patterns of species richness and distribution of pteridophytes in Rwanda (Central Africa): a numerical approach". *Journal of Biogeography*, 1994, 21 (5), p. 491-501.

Fahrig, L. "Effects of habitat fragmentation on biodiversity". *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, 2003, 34, p. 487-515.

Farias, R. P. et al. "Leaf Phenology of *Danaea geniculate* (Marattiaceae) in a Submontane Tropical Forest, Brazil". *American Fern Journal*, 2018,108 (2), p. 35-46.

Fernandes, A. *Fitogeografia brasileira*. Fortaleza: Multigraf. 2000.

Ferrer-Castán, D. e Vetaas, O. R. "Pteridophyte richness, climate and topography in the Iberian Peninsula: comparing spatial and nonspatial models of richness patterns". *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14 (2), p. 155-165

Flora e Funga do Brasil. *Jardim Botânico do Rio de Janeiro*. Disponível em: < http://floradobrasil.jbrj.gov.br/ >. Acesso em: 20 jan. 2023.

Forzza, R. C. et al. "New Brazilian floristic list highlights conservation challenges". *BioScience,* 2012, 62 (1), p. 39-4.

Forzza, R. C. et al. (Orgs.). *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. 2 vols. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio/Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010.

Fox, B. J. et al. "Vegetation changes across edges of rainforest remnants". *Biological Conservation*, 1997, 82 (1), p. 1-13.

Gasper, A. L. et al. "A classification for Blechnaceae (Polypodiales: Polypodiopsida): New genera, resurrected names, and combinations". *Phytotaxa*, 2016, 275 (3), p. 191-227.

Gentry, H. A. e Dodson, H. C. "Diversity and Biogeography of Neotropical Vascular epiphytes". *Annals of the Missouri Botanical Garden,* 1987, 74, p. 205-233.

Given, D.R. "Changing aspects of endemism and endangerment in pteridophyta". *Journal of Biogeography*, 1993, 20, p. 293-302.

Góes-Neto, L. A. A. e Pietrobom, M. R. "Novos registros de samambaias para a Amazônia Brasileira". *Rodriguésia*, 2012, 63(4), p. 1151–1155.

Graeff, O. *Fitogeografia do Brasil: uma atualização de bases e conceitos*. Rio de Janeiro: Nau Editora, 2015.

Haufler, C. H. "Genetics, phylogenetics, and biogeography: considering how shifting paradigms and continents influence fern diversity". *Brittonia*, 2007, 59, p. 108-114.

Hernández-Rojas, A. "Richness Patterns of Ferns Along an Elevational Gradient in the Sierra de Juárez, Oaxaca, Mexico: A Comparison with Central and South America". *American Fern Journal,* 2018, 108(3), p. 76-94.

Hernández-Rojas, A. et al. "Latitudinal patterns of species richness and range size of ferns along elevational gradients at the transition from tropics to subtropics". *Journal of Biogeography,* 2020, 47, p. 1383-1397.

Hiendlmeyer, R. e Randi, A. M. "Response of spores and young gametophytes of cyathea delgadii Sternb. (Cyatheaceae) and *Blechnum brasiliense* Desv. (Blechnaceae) to different light levels". *Acta Botanica Brasilica*, 2007, 21(4), p. 909-915.

Hirai, R. Y. e Prado, J. Monograph of *Moranopteris* (Polypodiaceae). *Pteridologia*, 2012, 4, p. 1-113.

Honnay, O. et al. "Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation". *Biological Conservation*, 1999, 87 (1), p. 73-84.

Jones, M. M. et al. "Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Tropical Ecology*, 2006, 94 (1), p. 181-195.

Jones, M. M. et al. "Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality". *Oecologia*, 2008, 155 (3), p. 593-604.

Jones, M. M. et al. "Microhabitat partitioning promotes plant diversity in a tropical montane forest". *Global Ecology and Biogeography,* 2011, 20 (4), p. 558-569.

Karst, J. et al. "Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales". *Ecology*, 2005, 86 (9), p. 2473–2486.

Kessler, M. "Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia". *Biodiversity and Conservation*, 2001, 10, p. 1473-1495.

Kessler, M. "Biogeography of ferns". In Mehltreter, K. et al. (Eds). Fern ecology. New York: Cambridge University Press, 2010, p. 22-60.

Kessler, M. et al. "A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns". *Global Ecology and Biogeography,* 2011, 20, p. 868-880.

Kessler, M. et al. "Species richness-productivity relationships of tropical terrestrial ferns at regional and local scales". *Journal of Ecology*, 2014, 102, p. 1623-1633.

Kolb A. e Lindhorst, S. "Forest fragmentation and plant reproductive success: a case study in four perennial herbs". *Plant Ecology*, 2006, 185, p. 209-220.

Kornás, J. "The significance of historical factors and ecological preference in the distribuition of African pteridophytes". *Journal of Biogeography*, 1993, 20 (3), p. 281-286.

Kramer, K. U. "Distribution patterns in major pteridophyte taxa relative to those of angiosperms". *Journal of Biogeography*, 1993, 20 (3), p. 287-291.

Kramer, K. U. e Green, P. S. (Eds.). *Pteridophytes and gymnosperms*. In Kubitzki, K. (general ed.). *The families and genera of vascular plants v. 1.* Berlin: Springer-Verlag, 1990.

Kreft, H. et al. "Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity". *Ecography,* 2010, 33, p. 408-419.

Labiak, P. H. *Revisão taxonômica das espécies de Grammitidaceae (C. Presl) Ching (Pteridophyta) no Brasil* (Tese). USP, 2001.

Laurance, W. F. "Edge effects in tropical forest fragments: applications of a model for the design of nature reserves". *Biological Conservation,* 1991, 57 (2), p. 205-219.

Laurance, W. F. "Reflections on the tropical deforestation crisis". *Biological Conservation*, 1999, 91 (2-3), p. 109-117.

Laurance, W. F. et al. "Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation". *Conservation Biology,* 2002, 16 (3), p. 605-618.

Laurance, W. F. et al. "Tropical forest fragmentation: synthesis of a diverse and dynamic discipline". In Laurence, W. F. e Bierregaard, R. O. (Eds.). *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago: University of Chicago Press, 1997, p. 502-525.

Lehtonen, S. et al. "Phylogenetic relatedness within Neotropical fern communities increases with soil fertility". *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24 (6), p. 695-705.

Lewinsohn, T.M. e Prado, P.I. *Biodiversidade Brasileira: Síntese do estado atual do conhecimento*. São Paulo: Editora Contexto, 2002.

Lima, L.V. e Salino, A. Sticherus salinoi, a New Species of Sticherus (Gleicheniaceae, Polypodiopsida) from Brazil. Phytotaxa, 2018, 345(1), p. 78-82.

Lwanga, J. S. et al. "Assessing fern diversity: relative species richness and its environmental correlates in Uganda". *Biodiversity & Conservation*, 1998, 7, p. 1387-1398.

Maciel, S. et al. "Three new species of the *Cyathea* "*Hymenophyllopsis*" clade (Cyatheaceae) from Venezuela and Brazil". *Phytotaxa*, 2017, 329, p. 121-175.

Maciel, S. et al. "Taxonomic Revision of *Cyathea*, Clade *Hymenophyllopsis* (Cyatheaceae)". *American Fern Journal* 2019, 109 (2), p. 121-175.

Marquez, A. L. et al. "On identifying common distribution patterns and their causal factors: a probabilistic method applied to pteridophytes in the Iberian Peninsula". *Journal of Biogeography*, 1997, 24 (5), p. 613-631.

Mckane, R. B. et al. "Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra". *Nature*, 2002, 415, p. 68-71.

Mendonça, R. C. et al. "Flora vascular do bioma Cerrado". In Sano, S. M. e Almeida, S. P. (Orgs.). *Cerrado: Ambiente e Flora*. 1ªed. Planaltina: Embrapa – CPAC, 1998, p. 287-556.

Mickel, J. T. e Smith, A. R. "The pteridophytes of Mexico". *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 2004, 88 p. 1-1055.

Miranda, C. V. e Schwartsburd, P. B. "*Salvinia* (Salviniaceae) in southern and southeastern Brazil—including new taxa, new distribution records, and new morphological characters". *Brazilian Journal of Botany*, 2019, 42, p. 171-188.

Mittermeier, R. A. et al. *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. Mexico City: CEMEX/Agrupación Sierra Madre, 2004.

Moran, R. C. "Monograph of the Neotropical fern genus *Polybotrya* (Dryopteridaceae)". *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 1987, 34, p. 1-138.

Moran, R. C. 1995. "The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on neotropical montane forests". In Churchill, S. P. et al. (Orgs.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York: New York Botanical Garden, 1995, p. 359-363.

Moran, R. C. "Introduction: papers from the Pteridophyte Biogeography Symposium, International Botanical Congress". *Brittonia*, 2001, 53 (2), p. 171-172.

Moran, R. C. "Introduction to papers from the Fern Biogeography Symposium, International Botanical Congress, 2005". *Brittonia*, 2007, 59 (2), p. 107.

Moran, R. C. "Diversity, biogeography, and floristics". In Ranker, T. A. e Haufler, C. H. (Orgs.). *Biology and evolution ferns and lycophytes*. New York: Cambridge University Press, 2008, p. 397-394.

Moran, R. C. et al. "*Megalastrum* (Dryopteridaceae) in Brazil, Paraguay, and Uruguay". *American Fern Journal*, 2009, 99 (1), p. 1-44.

Murcia, C. "Edge effects in fragmented forests: implications for conservation". *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, 10 (2), p. 58-62.

Myers, N. "Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests". *Environmentalist*, 1988, 8, 187-208.

Myers, N. et al. "Biodiversity hotspots for conservation priorities". *Nature*, 2000, 403, p. 845-853.

Nervo, M. H. et al. "Fern and lycophyte communities at contrasting altitudes in Brazil's subtropical Atlantic Rain Forest". *Folia Geobotanica*, 2017, 51, p. 305-317.

Nervo, M. N. et al. "Distinct responses of terrestrial and epiphytic ferns and lycophytes along an elevational gradient in Southern Brazil". *Journal Vegetation of Science*, 2019, 30, p. 55-64.

Paciencia, M. L. B. *Diversidade de pteridófitas em gradientes de altitude na Mata Atlântica do Estado do Paraná, Brasil* (Tese). USP, 2008.

Paciencia, M. L. B. e Prado, J. "Efeitos de borda sobre a comunidade de pteridófitas na Mata Atlântica da região de Una, sul da Bahia, Brasil". *Revista Brasileira de Botânica*, 2004, 27 (4), p. 641-653.

Paciencia, M. L. B. e Prado, J. "Distribuição espacial da assembleia de pteridófitas em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica no sul da Bahia, Brasil". *Hoehnea*, 2005a, 32 (1), p. 103-117.

Paciencia, M. L. B. e Prado J. "Effects of Forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rain Forest in Brazil". *Plant Ecology*, 2005b, 180, p. 87-104.

Page, C. N. "Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview". *Review of Paleobotany and Palynology*, 2002, 119 (1-2), p. 1–33.

Parris, B. S. "Circum-Antartic continental distribution patterns in pteridophyte species". *Brittonia*, 2001, 53, p. 270–283.

Pereira, A. F. N. *Florística, distribuição geográfica e efeito da fragmentação e perda de habitats das samambaias ocorrentes em Floresta Atlântica (Alagoas, Brasil)* (Tese). UFPE, 2012.

Pereira, A. F. N. et al. Efeito de borda sobre a comunidade de samambaias em fragmento de floresta atlântica (Bonito, Pernambuco, Brasil). *Interciência*, 2014, 39 (4), p. 281-287.

Pereira, J. B. S. et al. "Lectotypification and observations on the morphology, distribution and conservation status of *Isoetes luetzelburgii* (Isoetaceae)". *Phytotaxa*, 2018, 364 (3), p. 289-295.

Ponce, M. et al. "Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental". *Revista Chilena de História Natural*, 2002, 75, p. 703-717.

Potts, M. D. et al. "Habitat heterogeneity and niche structure of trees in two tropical rain forests". *Oecologia*, 2004, 139, p. 446-453.

Poulsen, A. D. e Nielsen, I. H. "How many ferns are there in one hectare of Tropical Rain Forest?" *American Fern Journal*, 1995, 85, p. 29-35.

Prado, J. e Hirai. R. Y. "Biogeography of the Brazilian Atlantic Forest: evidence from phylogenetic data set and perspectives ferns and lycophytes studies". *Fern Gazette*, 2014, 19 (7), p. 241-257.

Prado, J. e Hirai. R. Y. "*Anemia brunnea* (Anemiaceae), a new species from Central Brazil". *Brittonia*, 2020, 72, p. 35-39.

Prado, J. et al. "Fern and lycophyte flora of Acre state, Brazil". *Biota Neotropica*, 2017, 17, e20170369.

Prado, J. et al. "Diversity of ferns and lycophytes in Brazil". *Rodriguésia*, 2015, 66 (4), p. 1073-1083.

Prado J. e Windisch, P.G. "The genus *Pteris* L. (Pteridaceae) in Brazil". *Boletim do Instituto de* Botânica, 2000, 13, p. 103-199.

Primack, R.B. e Rodrigues, E. *Biologia da Conservação.* Londrina: Editora Planta, 2001.

PPG I – The Pteridophyte Phylogeny Group. "A community-derived classification for extant lycophyte and ferns". *Journal of Systematics and Evolution*, 2016, 54 (6), p. 563-603.

Ranal, M. A. "Estabelecimento de pteridofitas em mata mesófila semidecídua do estado de São Paulo. 2. Natureza dos substratos". *Revista Brasileira de Biologia*, 1995, 55, p. 583-594.

Ribeiro, M. C. et al. "The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? implications for conservation". *Biological Conservation*, 2009, 142 (6), p. 1144–1156.

Richard, M. et al. "Environmental heterogeneity and the spatial structure of fern species diversity in one hectare of old-growth forest". *Ecography*, 2000, 23, p. 231–245.

Ricklefs, R. E. *A Economia da Natureza.* Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 2016.

Rizzini, C. T. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*, 2 ed. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições Ltda, 1997.

Ruokolainen, K. et al. "Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phytogeographic patterns in Amazonian rain forests". *Journal of Tropical Ecology*, 1997, 13, p. 243-256.

Ruokolainen, K. et al. "Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forest congruent for tress, pteridophytes and Melastomataceae?" *Journal of Tropical* Ecology, 2007, 23, p. 13-25.

Salino, A. "Perspectivas de estudos de pteridófitas em regiões inexploradas do Brasil". In Lucena, E. M. P. e Amorim, A. V. (Orgs.). *Botânica e Desenvolvimento Sustentável*. Fortaleza: Editora Universidade Estadual do Ceará, 2011, p. 260-263.

Salino, A. e Almeida, T. E. "Pteridófitas". In Stehmann, J. R. et al. (Orgs.). *Plantas da Floresta Atlântica*. 1. ed. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2009, p. 19-25.

Salovaara, K. J. et al. "Forest classification in an Amazonian rainforest landscape using pteridophytes as indicator species". *Ecography*, 2004, 27 (6), p. 689-700.

"Samambaias e Licófitas". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB128483>. Acesso em: 10 mar. 2023.

Santiago, A. C. P. *Pteridófitas da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco: Florística, Biogeografia e Conservação* (Tese). UFPE, 2006.

Santiago, A. C. P. e Barros, I. C. L. "Florestas Serranas de Pernambuco e sua pteridoflora: Necessidade de Conservação". *Anais do III Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação*. Fortaleza: Rede PROUC e Fundação O Boticário, 2002.

Santiago, A. C. P. et al. "Pteridófitas ocorrentes em três Fragmentos Florestais de um Brejo de Altitude (Bonito, Pernambuco, Brasil)". *Acta Botanica Brasilica*, 2004, 18 (4), p. 781-792.

Santiago, A. C. P. et al. "*Pecluma recurvata* (Kaulf.) M.G. Price (Polypodiopsida: Polypodiaceae): Distribution extension in Atlantic Forest, Brazil". *Check List*, 2013, 9 (3), p. 670-671.

Schneider, H. "Reconciling the role of morphology and genomics in macroevolutionary and taxonomic studies on land plants". In: Stelmann, J. R.; Isaias, R. M. S. et al. (Orgs.). *Anais do 64º Congresso Nacional de Botânica: botânica sempre viva e XXXIII ERBOT Encontro Regional de Botânicos MG, BA e ES*. Belo Horizonte: Sociedade Botânica do Brasil, 2013, p. 192-197.

Schneller, J. J. e Liebst, B. "Patterns of variation of a common fern (*Athyrium filixfemina*; Woodsiaceae): population structure along and between altitudinal gradientes". *American Journal of Botany*, 2007, 94, p. 965-971.

Schwartsburd, P. B. e Labiak, P. H. "Pteridófitas do Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil". *Hoehnea*, 2007, 34 (2), p. 159-209.

Schwartsburd, P. B. et al. "*Oleandra* (Oleandraceae) in the Brazilian Atlantic Forest". *American Fern Journal*, 2016, 106, p. 191-205.

Schwartsburd, P. B. e Prado, J. "Subspecies of *Hypolepis rugosula* (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta) around the world: morphological and biogeographic perspectives". *Acta Botanica Brasilica*, 2014, 28, p. 206-226.

Schwartsburd, P. B. E Prado, J. "A taxonomic revision of the South American species of *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae), part I". *American Fern Journal*, 2015, 105, p. 263-313.

Schwartsburd, P. B. e Smith, A. R. "Novelties in *Serpocaulon* (Polypodiaceae)". *Journal of the Botanical Research Institute of Texas,* 2013, 7 (1), p. 85-93.

Silva, I. A. A. *Composição e riqueza de samambaias e licófitas em florestas serranas do Nordeste do Brasil: influência de fatores físicos e conservação* (Tese). UFPE, 2014.

Silva, I. A. A. et al. "Edge effects on fern community in an Atlantic Forest remnant of Rio Formoso, PE, Brazil". *Brasilian Journal of Biology*, 2011, 71 (2), p. 421-430.

Silva, I. A. A. et al. "Fragmentation and loss of habitat: consequences for the fern communities in Atlantic forest remnants in Alagoas, north-eastern Brazil". *Plant Ecology e Diversity*, 2014, 7 (4), p. 509-517.

Silva, J. M. C. e Castelletti, C. H. M. "Estado da Mata Atlântica brasileira". In Galindo-Leal, C. e Câmara, I. G. (Orgs.). *Mata Atlântica: biodoversidade, ameaças e perspectivas*. Belo Horizonte: Conservação Internacional e Fundação SOS Mata Atlântica, 2005, p. 43-59.

Silva, V. L. e Schmitt, J. L. "The effects of fragmentation on Araucaria forest: analysis of the fern and lycophyte communities at sites subject to different edge conditions". *Acta Botanica Brasilica*, 2015, 29 (2), p. 223-230.

Silva, V. L. et al. "Heterogeneidade Florística e Edáfica de Duas Assembleias de Samambaias na Floresta Atlântica do Estado do Rio Grande do Sul". *Pesquisas, Botânica*, 2013, 64, p. 285-296.

Silva Júnior, W. R. et al. "Ferns and lycophytes of remnants in Amazônia Maranhense, Brazil". *Biota Neotropica*, 2020, 20 (3), e20200972.

Silvertown, J. et al. "Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities". *Nature*, 199, 400, p. 61-63.

Simpson, M. G. "Evolution and Diversity of Vascular Plants". In Simpson, M. G. (Org.). *Plant Systematics*, 2 ed. Amsterdam: Elsevier /Academic Press, 2010, pp 69-95.

Sirén, A. et al. "Mapping environmental variation in lowland Amazonian rainforests using remote sensing and floristic data". *International Journal of Remote Sensing*, 2013, 34 (5), p. 1561-1575.

Smith, A. R. "Comparison of fern and flowering plant distribution with some evolutionary interpretation for ferns". *Biotropica*, 1972, 4, p. 4-9.

Smith, A. R. "Revision of the Neotropical fern genus *Cyclodium*". *American Fern Journal*, 1986, 76, p. 56-98.

Smith, A. R. et al. "*Serpocaulon* (Polypodiaceae), a new genus segregated from *Polypodium*". *Taxon*, 2006, 55 (4), p. 919-930.

Suriyagoda, L. D. B. et al. "Nutrient resorption from senescing leaves of epiphytes, hemiparasites and their hosts in tropical forests of Sri Lanka". *Journal of Plant Ecology*, 2017, 11, p. 815–826.

Sota, E. R. de la "El epifitismo y las pateridofitas en Costa Rica (América Central)". *Nova Hedwigia*, 1971, 21 (2-4), p. 401-465.

Syfert, M. M. et al. "Inferring diversity patterns along an elevation gradient from stacked SDMs: a case study on Mesoamerican ferns". *Global Ecology and Conservation,* 2018, 16, e00433.

Sylvestre, L. S. *Revisão taxonômica das espécies de Aspleniaceae A.B. Frank ocorrentes no Brasil* (Tese). USP, 2001.

Tabarelli, M. et al. "La biodiversidad brasileña amenazada". *Investigación e Ciencia*, 2002, 308, p. 42–49.

Tanner, E. V. J. "Leaf demography and growth of tree fern *Cyathea pubescens* in Jamaica". *Botanical Journal of the Linneam Society*, 1983, 87, p. 213-227.

Tryon, R. M. "Development and Evolution of Fern Floras of Oceanic Islands". *Biotropica*, 1970, 2 (2), p. 76-84.

Tryon, R. M. 1972. "Endemic areas and geographic speciation in tropical American ferns". *Biotropica*, 1972, 4 (3), p. 121-131.

Tryon, R. M. "Fern speciation and biogeography". *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 1985, 86B, p. 353-360.

Tryon, R. M. "The biogeography of species, with special reference to ferns". *The Botanical Review*, 1986, 52 (2), p. 117-156.

Tryon, R. M. "Pteridophytes". In Lieth, H. e Werger, M. J. A. (Orgs.). *Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies*. Amsterdam: Elsevier Scientific, 1989, p. 327-338.

Tryon, R. M. e Conant, D. S. "The Ferns of Brazilian Amazonia". *Acta Amazonica*, 1975, 5 (1), p. 23-34.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants, with special reference to Tropical America.* New York: Springer-Verlag, 1982.

Tuomisto, H. "Edaphic niche differentiation among *Polybotrya* ferns in western. Amazonia: implications for coexistence and speciation". *Ecography*, 2006, 29, p. 273-284.

Tuomisto, H. e Poulsen, A. D. "Influence of edaphic specialization on the distribution of pteridophytes in neotropical forests". *Journal of Biogeography*, 1996, 23, p. 283-293.

Tuomisto, H. e Poulsen, A. D. "Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests". *Journal of Vegetation Science*, 2000, 11, p. 383-396.

Tuomisto, H. et al. "Edaphic Distribution of Some Species of the Fern Genus *Adiantum* in Western Amazonia". *Biotropica*, 1998, 30 (3), p. 392-399.

Tuomisto, H. et al. "Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní National Park, Ecuadorian Amazonia". *Biotropica*, 2002, 34 (4), p. 516-533.

Tuomisto, H. et al. "Dispersal, environment and floristic variation of western Amazon forest". *Science*, 2003a, 299, p. 241-244.

Tuomisto, H. et al. "Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest". *Journal of Ecology*, 2003b, 91, p. 743-756.

Whittaker, R. H. "Gradient analysis of vegetation". *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1967, 42, p. 207-264.

Windisch, P. G. e Tryon, R. M. "The Serra Ricardo Franco (State of Mato Grosso, Brazil) as probable migration route and its present fern flora". *Bradea*, 2001, 8 (39), p. 267-276.

Winkler, H. "Geographie". In Verdoorn, F. (Ed.). *Manual of Pteridology*. The Hague: Martinus Nijhoff, 1938, p. 451-472.

Xavier, S. R. S. *Samambaias e Licófitas na Caatinga: Lista Anotada, Análise da Composição Florística e Padrões de Distribuição Geográfica*. Saarbrücken: Verlag/Novas Edições Acadêmicas, 2015.

Xavier, S. R. S. et al. "Ferns and lycophytes in Brazil's semi-arid region". *Rodriguésia*, 2012, 63 (2), p. 483-488.

Young, K. R. e León, B. "Pteridophyte species diversity in the Central Peruvian Amazon: importance of edaphic specialization". *Brittonia*, 1989, 41, p. 388-395.

Zuquim, G. et al. "Fatores que determinam a distribuição de espécies de pteridófitas da Amazônia Central". *Revista Brasileira de Biociências*, 2007, 5 (supl. 2), p. 360-362.

Zuquim, G. et al. "Predicting environmental gradients with fern species composition in Brazilian Amazonia." *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25 (5), p. 1195-1207.

Fonte: J.P.S. Condack.

Capítulo 7
Conservação de samambaias e licófitas no Brasil

João Paulo Santos Condack
Augusto César Pessôa Santiago

1. Introdução

Conservar pode ter inúmeras definições e intenções. Genericamente falando, pode representar o uso sustentável dos recursos naturais ou ter um significado mais restritivo e próximo ao conceito de preservação, o qual sugere simplesmente manter as espécies e populações naturais intocadas em seu lugar original, evitando impactos ou o uso destas. Independentemente do conceito adotado, devemos, prioritariamente, buscar conservar a diversidade biológica como um todo, além dos componentes abióticos relacionados a ela. Todos os elementos da fauna e da flora devem merecer atenção quanto à conservação. Embora no mundo vegetal as plantas lenhosas recebam mais atenção, é fundamental considerar as outras formas de vida e outros grupos, como as samambaias e licófitas.

Os vegetais vasculares sem sementes representam uma parcela significativa da diversidade dos ecossistemas tropicais (Gentry e Dodson, 1987). Samambaias e licófitas podem representar até 26% da composição florística do estrato herbáceo (Poulsen e Baslev, 1991) ou 10% de toda flora vascular em florestas tropicais (Graynum e Churchill, 1987). Com aproximadamente 12.000 espécies conhecidas (PPG I, 2016), contribuem com 4% de toda a diversidade de plantas vasculares da Terra, sendo muito importantes ecologicamente (Mehltreter, 2010).

Esses vegetais apresentam uma ampla diversidade de padrões de crescimento e formas de vida e, ainda, podem apresentar grande especificidade de habitats (Mehltreter, 2008, veja o capítulo 2 deste livro), atuando, portanto, como excelentes bioindicadores, importantes aliadas em estudos de conservação e monitoramento. Given (1993) afirma que, atualmente, o homem é um fator significante na biogeografia de samambaias e licófitas, especialmente pela fragmentação de habitats.

Windisch (2002) aponta que um dos maiores problemas enfrentados para a conservação de samambaias e licófitas no Brasil é a lacuna no conhecimento das espécies. Arcand e Ranker (2008) vão além e reportam a necessidade de se conhecer também as diferentes fases de vida que esses vegetais possuem e suas implicações para a conservação. Esses autores afirmam que estudos envolvendo apenas a fase esporofítica têm prevalecido com foco no desenvolvimento dos esporófitos, nas taxas de crescimento, na distribuição e na diversidade de espécies e em seus relacionamentos filogenéticos. Enquanto estudos envolvendo a fase gametofítica ou estudos ecológicos, abordando as formas como esses vegetais se relacionam com as demais espécies da comunidade vegetal, são historicamente raros, apesar de serem cruciais para o estabelecimento de estratégias de restauração e no planejamento de unidades de conservação.

Algumas iniciativas vêm sendo desenvolvidas no intuito de se conhecer a real diversidade de espécies existentes e maneiras viáveis de preservá-las, principalmente nos ecossistemas tropicais. E, embora já se saiba que nesses tipos de ecossistemas se concentra a grande parte da diversidade global desse grupo de plantas (Tryon, 1972; Tryon e Tryon, 1982), ainda carecem de estudos sobre a biologia, a ecologia e a distribuição da maioria das espécies encontradas.

Entre as iniciativas observadas recentemente, estão as inúmeras listas de espécies regionais e nacionais e os livros vermelhos de espécies ameaçadas, que são elaborados segundo normas internacionais padronizadas pela IUCN (2001). Atualmente, o estabelecimento do estado de conservação de samambaias e licófitas é baseado, principalmente, em dados de abundância e distribuição geográfica. No entanto, o grau de ameaça pode ser mais bem avaliado quando consideramos dados ecológicos, como a especificidade de habitat, assim como fatores biológicos intrínsecos e as dinâmicas populacionais e de distúrbios ambientais (Mehltreter, 2010), e ainda, seus usos e possíveis ameaças de origem antrópica.

2. Principais impactos e ameaças

O principal impacto identificado, que tem gerado mais danos aos vegetais vasculares sem sementes, é, sem dúvida, a fragmentação e a destruição dos habitats naturais (Given, 1993; Paciência e Prado, 2005; Silva et al., 2014; Windisch, 2002). Mehltreter (2010) aponta que um grande número de espécies de samambaias e licófitas se encontram ameaçadas principalmente devido às ações humanas, como o fogo e as alterações no uso da terra, e que poucas são as espécies que se beneficiam desses distúrbios. Ganem e Drummond (2010) incluem outros impactos, como a poluição, as invasões biológicas e as mudanças climáticas, por afetarem a biodiversidade não apenas por seus impactos diretos, mas também pelos efeitos sinérgicos, fragilizando as espécies e os ecossistemas e assim diminuindo sua resiliência.

A fragmentação de habitats, assim como os demais impactos apontados, leva à redução do tamanho das populações, ao isolamento genético entre populações e, até mesmo, à extinção local de espécies. No Brasil, a destruição de habitat natural, associado ao elevado número de espécies endêmicas, insere dois de seus domínios fitogeográficos (Floresta Atlântica e Cerrado) à condição de *Hotspot* da biodiversidade mundial (Mittermeyer, 2004). As samambaias e as licófitas são bastante sensíveis a alterações microclimáticas (Mehltreter, 2008), dessa forma, são excelentes para serem usadas como indicadores biológicos em trabalhos de conservação. A rápida resposta a distúrbios, o seu pequeno porte, a diversidade de espécies, as formas de vida e a especificidade de habitats que algumas espécies podem apresentar tornam-nas mais convenientes para estudos quantitativos do que espécies lenhosas arbóreas. Alterações mínimas nos micro-habitats podem causar a redução de populações ou até mesmo a extinção local de espécies, o que seria ainda mais grave no caso de espécies endêmicas.

Figura 1: *Polystichum bradei* Rosenst., espécie endêmica do Parque Nacional do Itatiaia, na divisa entre os estados de Minas Gerais e Rio de Janeiro

Fonte: João Paulo Santos Condack.

Polystichum bradei Rosenst. (figura 1) é um exemplo de uma espécie endêmica ocorrente em uma pequena área localizada no Parque Nacional do Itatiaia, na divisa entre os estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais (Condack, 2017), categorizada como "Em Perigo" (Kieling-Rubio et al., 2013) (tabela 1). Apesar de estar dentro de uma unidade de conservação, ainda sofre com impactos causados pelo pastoreio e por incêndios criminosos, sendo assim, a categoria de ameaça que foi proposta para a espécie pode estar subestimada.

Problemas fundiários estão presentes em muitos parques nacionais brasileiros (Rocha et al., 2010) e os incêndios que ocorrem nessas áreas são, principalmente, de origem antrópica, seja por descuido de um visitante ou morador do entorno, seja empregado para renovação do capim em áreas utilizadas como pastagens. Muitas unidades de conservação ainda sofrem com impactos dessa natureza, e o Itatiaia, primeiro parque nacional criado no Brasil, não é exceção. Aximoff (2011) e Aximoff e Rodrigues (2011) estimam que mais de

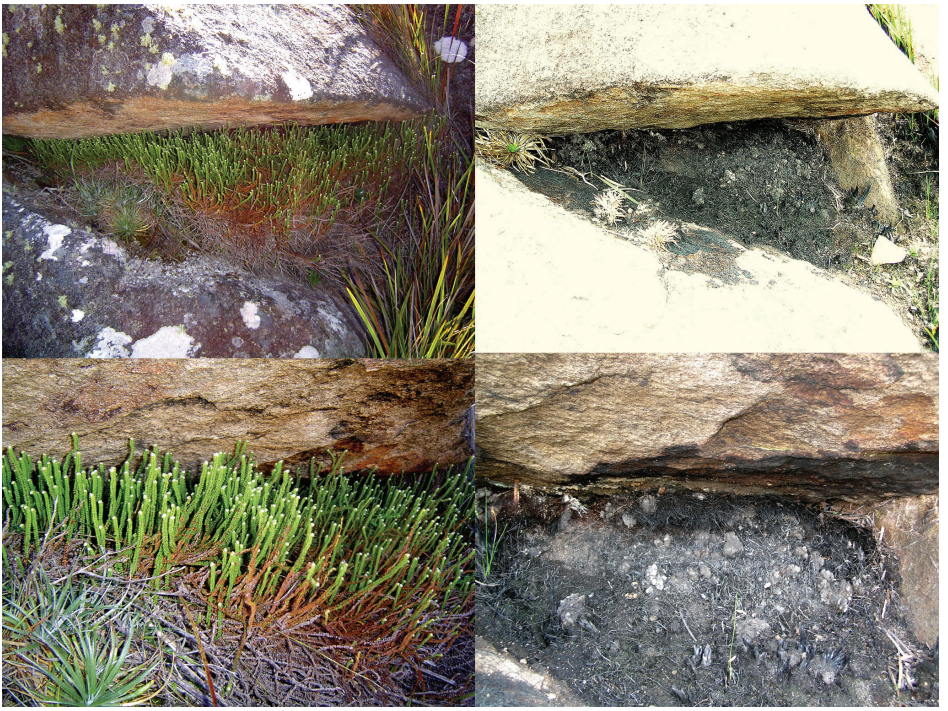
70% dos incêndios ocorridos no Parque Nacional do Itatiaia (841 registrados desde sua criação) ocorreram nos campos de altitude e que o principal agente desse distúrbio é o homem, responsável por 97% dos incêndios com agente causador conhecido.

Ganem e Drummond (2010) apontam que a introdução de espécies exóticas, especialmente de gramíneas utilizadas em pastagens, tem causado sérios impactos sobre os ambientes naturais, sendo observado também em unidades de conservação no Brasil. Esses mesmos autores afirmam que a eficácia de estratégias de conservação dessas áreas depende não apenas do Poder Público, mas também, especialmente, da iniciativa privada, tendo em vista que a conservação deve ocorrer em propriedades tanto públicas quanto privadas.

Além de *Polystichum bradei*, os campos de altitude do Parque Nacional do Itatiaia abrigam outras samambaias e licófitas endêmicas e/ou potencialmente ameaçadas, como, por exemplo, *Jamesonia brasiliensis* Christ (Prado et al., 2013) (figura 2), uma espécie disjunta com os Andes, que, no território brasileiro, só é encontrada no Planalto do Itatiaia.

É necessário que a política de criação de Unidades de Conservação no Brasil seja levada a sério. Segundo Pádua (2012), os Parques Nacionais parecem ser criados apenas para durar algumas décadas, pois já observamos a extinção, por exemplo, do Parque das Sete Quedas. Assim, as áreas de proteção parecem não ser efetivas, pois isso é uma verdade para outras UC's do território nacional também. O Brasil é um dos países do mundo que possuem menos funcionários por hectares protegidos e menos recursos financeiros, e é visível a problemática na implementação das unidades legalmente estabelecidas, deixando claro que o assunto não é prioridade do governo brasileiro e fragiliza o sistema como um todo, ressalta Pádua (2012). A autora também comenta que o envolvimento do setor privado no advento das RPPNs (Reserva Particular do Patrimônio Nacional) pode ser uma excelente novidade para contribuir com o sistema. O que deve ocorrer também é o direcionamento da criação de novas UC's embasadas em estudos científicos, avaliando a importância do local e deixando de lado a mera decisão e manipulação política (Pádua, 2002; Carvalho, 2004).

Figura 2: População de *Jamesonia brasiliensis* Christ antes (2005) e depois do incêndio de 2007 nos campos de altitude do Parque Nacional do Itatiaia



Fonte: João Paulo Santos Condack.

3. A legislação aplicável às plantas vasculares sem sementes no Brasil, processos de comercialização de espécies e seus principais usos

Diferentes leis nacionais regem o uso e a conservação da nossa flora, entre elas o antigo Código Florestal (Lei 4.771/1965), atualizado em 2012 (Lei 12.651/2012), a lei que dispõe sobre os Crimes Ambientais (Lei 9.605/1998), o Sistema Nacional de Unidades de Conservação ("SNUC" Lei 9.985/2000), a Política Nacional da Biodiversidade (Decreto n.º 4.339, de 22 de agosto de 2002). Além de legislação específica relacionada à conservação de espécies, tais como a Portaria MMA nº 43/2014, que institui o Programa Nacional de Conservação das Espécies Ameaçadas de Extinção – Pró-Espécies, com o objetivo de adotar ações de prevenção, conservação, manejo e gestão, com vistas a minimizar as ameaças e os riscos de extinção das espécies, e a Portaria MMA nº 443/2014, que reconhece e dá amparo legal à "Lista Nacional Oficial de Espécies da Flora Ameaçada de

Extinção", tornando as espécies que constam dessa lista como protegidas por lei. Assim como acordos em esferas internacionais, como, por exemplo, a "CITES" (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora). Essa última rege sobre o comércio internacional de espécies da fauna e flora ameaçadas, proibindo o comércio de espécies potencialmente ameaçadas. Entre as samambaias, todos os fetos arborescentes da família Cyatheaceae (sem atualização das espécies descritas recentemente) estão incluídos nesse acordo, além de *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae), que foi por muito tempo utilizada como substrato e, em alguns casos, como planta viva, atribuindo-lhe valor ornamental (figura 3).

Figura 3: Indivíduos de *Dicksonia sellowiana* Hook., em mata preservada na região Sul do Brasil

Fonte: João Paulo Santos Condack.

Outras samambaias que tradicionalmente são exploradas, mas também de maneira não controlada, em diversos países da América do Sul e África, são as espécies de *Rumohra*, conhecidas popularmente como samambaia preta ou samambaia de couro ("leatherleaf", em Inglês, ou "calaguala", na Argentina e no Uruguai). Essas plantas são muito utilizadas na decoração, buquês e arranjos florais diversos. Estudos apontam que milhões de folhas são extraídas da natureza, anualmente, nos estados do Sudeste e do Sul do Brasil (Windisch, 2002). Souza et al. (2006) afirmam que, no Rio Grande do Sul, cerca de 2000 pessoas dependem diretamente da extração dessas samambaias como sua principal receita. Esses autores calculam que uma família, em média, pode extrair, aproximadamente, 576.000 folhas de samambaia preta, anualmente. Embora esses números possam parecer altos, a região Sul do Brasil, especialmente as encostas da Serra Geral, provavelmente é a região com maior densidade de plantas até então reportadas (Souza et al., 2006). Apesar de esses estudos apontarem a sustentabilidade dessa atividade, também indicam que os processos naturais de sucessão das florestas podem resultar em uma diminuição na quantidade e na qualidade das folhas a serem extraídas. O tamanho e a consistência das folhas, oriundas de plantas do interior da mata, não se mostram adequadas para o uso em buquês e arranjos florais (Windisch, 2002). Considerando que a taxonomia desse gênero no Brasil era bastante confusa, incluindo espécies até então não descritas pela ciência (Sundue et al., 2013), populações vulneráveis de espécies distintas da amplamente distribuída *Rumohra adiantiformis* (G.Forst.) Ching podem ter sido exploradas sem o devido conhecimento. Portanto, são prementes mais estudos que acompanhem e monitorem essas atividades para que continuem a promover renda àqueles que dela são dependentes, mas que não haja danos às populações naturais. Uma possibilidade seria que, além da extração de folhas de populações silvestres, fossem implementados cultivos como os que já são feitos nos Estados Unidos e na Costa Rica (Souza et al., 2006).

Muitas outras espécies de plantas vasculares sem sementes vêm sendo utilizadas pelo homem, que lhes atribui, além da ornamental, diversas outras funções. E esses usos precisam ser feitos sempre de maneira sustentável.

Barros e Andrade (1997) trazem informações sobre 60 espécies de plantas vasculares sem sementes utilizadas popularmente no tratamento de diversas doenças. Ao menos dois gêneros de samambaias, *Equisetum* spp. (cavalinhas) e *Adiantum* spp. (avencas), e uma licófita, *Lycopodium clavatum* L. ("licopódio", "pinheirinho" ou "colchão de pobre"), podem ser encontrados em lojas de produtos naturais com diversas indicações, embora seus usos fitoterápicos ainda careçam de comprovação científica.

Uma outra planta, diminuta em seu tamanho, mas de grandes potencialidades, são as espécies de *Azolla*. Essas samambaias aquáticas são conhecidas por sua simbiose com uma cianobactéria fixadora de nitrogênio atmosférico, chamada *Trichormus azollae* (Strasb.) Komárek & Anagn., devido à sua especificidade com esse gênero de samambaia. Essa planta tem sido largamente utilizada em plantações de arroz, incrementando de maneira eficiente o aporte de nitrogênio no meio e fazendo com que os agricultores tenham maior rendimento com uma menor utilização de adubação química tradicional. Algumas espécies de *Azolla* também vêm sendo estudadas quanto ao seu potencial uso como fitorremediadora, já que foi verificado que são capazes de absorver diferentes metais pesados, como As, Cr e Hg pela espécie *A. caroliniana* Willd. e os elementos As, Cd, Cr, Cu, Ni e Zn por *A. filiculoides* Lam. (Sood et al., 2012; Wagner, 1997). Diversos outros usos para essas plantas também vêm sendo estudados (Wagner, 1997), tais como produção de bio-gases (Das et al., 1994) e também para alimentação animal, sendo fornecida junto à ração para peixes (Das et al., 1994; Varghese et al., 1976), frangos de corte (Alcantara e Querubin, 1985; Querubin et al., 1986; Subudhi e Singh, 1978), galinhas poedeiras (Alalade e Iyayi, 2006), patos (Becerra et al., 1995), cabras (Tamang e Samanta, 1993; Tamany et al., 1992) e até mesmo para humanos em um experimento de possível habitação do planeta Marte (Katayama et al., 2008). A utilização de *Azolla* pelos seres humanos não tem causado grandes preocupações quanto a sua conservação, visto que é de fácil cultivo, não sendo necessária a exploração de populações naturais. Os maiores cuidados a serem tomados com a exploração de *Azolla* são relacionados a sua contenção, visto que, se dispersas acidentalmente, podem tornar-se invasoras e causar desequilíbrios a outras espécies.

Como vimos, as samambaias e as licófitas apresentam usos bastante diversificados, além de representarem uma fonte incalculável de moléculas que podem ser de grande utilidade para o ser humano. Inúmeras espécies já estão sendo utilizadas com sucesso como fitoterápicos (Thakar et al., 2015; Tomsik, 2014), cosméticos (Blanch et al., 2010), fitorremediadoras (Blanch et al., 2010; Cao et al., 2017; Cohen et al., 2002; Draghiceanu et al., 2014; Gonzaga et al., 2006; Kim et al., 2010; Rathinasabapathi et al., 2006), controle biológico (Rajendran e Reuben, 1988), biofertilizantes (Bocchi e Malgioglio, 2010; Bhuvaneshwari e Singh, 2015; Kannaiyan e Kumar, 2005; Teixeira e Diniz, 2000), bioindicadoras (Ruokolainen et al., 1997; Salovaara et al., 2004; Tuomisto e Poulsen, 1996; 2000; Tuomisto e Ruokolainen, 1994; Tuomisto et al., 1998; 2002; Young e León, 1989) e também na alimentação humana (Katayama et al., 2008; Lee e Shin, 2010).

4. As listas de espécies ameaçadas e o estado de conservação das samambaias e licófitas no Brasil

Nas últimas décadas foram intensificados os esforços de construção de listas de espécies ameaçadas de extinção no mundo e, também, no Brasil. A iniciativa da IUCN de evidenciar as espécies ameaçadas de extinção, de forma global, cita quatro espécies de licófitas e samambaias que ocorrem no Brasil como "Raras", a saber: *Huperzia deminuens* (Herter) B. Øllg. (= *Phlegmariurus deminuens* (Herter) B. Øllg.), *H. regnelli* (Maxon) B. Øllg. & P.G. Windisch (= *P. regnelli* (Maxon) B. Øllg.) e *Urostachys rubrus* (Cham. & Schlecht.) Nessel (= *P. ruber* (Cham. & Schlecht.) B. Øllg.), nas licófitas e *Polybotrya sorbifolia* Mett. ex Kuhn, nas samambaias (Walter e Gillet, 1998). Não são encontradas espécies brasileiras desses grupos nas edições subsequentes de 2001 e 2004. Atualmente, é observada a avaliação de 20 espécies de samambaias na plataforma da IUCN (https://www.iucnredlist.org), sendo uma com "deficiência de dados" (DD) e todas as outras "pouco preocupantes" (LC). Em relação às licófitas, pode ser observada a avaliação de *Isoetes cangae* J.B.S. Pereira, Salino & Stützel, que foi considerada como "criticamente em perigo" (CR).

A primeira espécie de samambaia a entrar em uma lista de espécies ameaçadas no Brasil foi *Dicksonia sellowiana* (Xaxim verdadeiro, xaxim imperial ou samambaiaçu), que teve sua inclusão na lista nacional de 1992 (Portaria IBAMA nº 37-N, de 03 de abril de 1992). Essa espécie teve o nome associado à lista devido à fragmentação dos seus locais de ocorrência e à sua exploração econômica para fabricação de vasos e substratos para plantas ornamentais. Apesar dessa espécie ainda ser abundante em algumas regiões (Condack e Sylvestre, 2008; Gasper et al., 2011), a inclusão dela na lista e, consequentemente, a proibição de sua comercialização fez-se necessária devido ao rápido avanço na retirada das populações de seus ambientes naturais, sem que houvesse um planejamento de cultivo. Além do mais, os ambientes eram completamente descaracterizados, impedindo a reestruturação da população, já que as plantas eram arrancadas por completo, além do que apresentavam um crescimento muito lento (Mielke, 2002; Schmitt et al., 2009).

Vale ressaltar que muitas outras espécies de samambaias e licófitas, assim como espécies de Araceae e Orchidaceae, entre outras, utilizam a *Dicksonia sellowiana* e outros fetos arborescentes como forófito preferencial ou até mesmo exclusivo (Cortez, 2001; Schmitt et al., 2005; Windisch, 2002). Assim, a extinção

desses forófitos possivelmente afetará essas outras espécies, podendo também levá-las à extinção.

Uma das primeiras iniciativas em se avaliar um maior número de espécies possivelmente ameaçadas da nossa flora foi realizada em 2005, durante um workshop organizado pela Fundação Biodiversitas (http://www.biodiversitas.org.br/floraBr/ destaque_flora.asp). Essa iniciativa contou com diversos especialistas do país e aumentou consideravelmente o número de espécies de samambaias e licófitas consideradas como ameaçadas. Nas reuniões promovidas, 80 espécies de samambaias e licófitas foram listadas com algum grau de ameaça. Contudo, um número muito maior de espécies não pôde ser enquadrado em nenhum grau de ameaça por ter carência de dados. Acredita-se que ao menos 10% de todas as espécies de samambaias e licófitas catalogadas para o Brasil estejam ameaçadas. As espécies citadas na lista da Fundação Biodiversitas são apresentadas na tabela 1 (considerando as espécies válidas e com nomenclatura atualizada). Essa proposta, assim como as de âmbito local, foi baseada em aspectos da IUCN com algumas adaptações e considerações feitas pelos pesquisadores.

As análises do workshop de 2005 partiram da base de nomes gerados nas listas mundiais, listas estaduais (Espírito Santo, Minas Gerais, Rio Grande do Sul e São Paulo) de espécies da flora ameaçadas de extinção existentes à época e indicação dos autores. Duas espécies foram consideradas extintas: *Asplenium beckeri* Brade, endêmica da Ilha de Trindade, e *Isoetes bradei* Herter, que ocorria apenas às margens do rio Mooca (São Paulo-SP). A extinção dessas espécies está principalmente associada à alteração dos ambientes naturais, que é o grande problema para a maioria das espécies registradas nas listas de espécies ameaçadas. As alterações causadas pela ação antrópica, como a fragmentação de habitats (ou descaracterização completa do ambiente) e suas consequências, causa declínio das populações mais exigentes de condições de micro-habitat e leva algumas espécies à extinção local. Quando atinge populações endêmicas, essas estão passíveis de serem extintas da natureza. Contudo, esforços de coleta na Ilha de Trindade propiciaram a recoleta de *Asplenium beckeri* reclassificando essa espécie para criticamente em perigo (Silva et al., 2013).

Os resultados do Workshop realizado pela Fundação Biodiversitas foram utilizados como base para a lista oficial do Ministério do Meio Ambiente (MMA), em 2008 (Instrução Normativa n°6, de 23 de setembro de 2008). A publicação constou de dois anexos, em que o primeiro continha as espécies ameaçadas (sem categorias), no qual foram incluídas 21 espécies de samambaias e licófitas, e o

segundo, que contemplou 58 espécies e considerava as espécies com deficiência de dados (tabela 1).

Pouco tempo depois, foi criado, pelo Ministério do Meio Ambiente, o Centro Nacional de Conservação da Flora (CNCFlora), que ficou encarregado de realizar uma atualização da lista de espécies ameaçadas da Flora do Brasil. Esse processo também contou com a colaboração de diversos especialistas e gerou o *Livro vermelho da Flora do Brasil* (Martinelli e Moraes, 2013). Nessa análise, o CNCFlora organizou uma equipe com pesquisadores e técnicos para avaliar as espécies contidas em outras listas com base, rigorosamente, nos critérios da IUCN.

A lista de espécies de samambaias e licófitas ameaçadas de extinção apresentada na obra de Martinelli e Moraes (2013) foi, praticamente em sua íntegra, utilizada na confecção da lista oficial publicada pelo MMA em 2014 (Portaria MMA nº 443, de 17 de dezembro de 2014) (tabela 1). Na lista do MMA foi incluída *Isoetes luetzelburgii* U. Weber. Essa é uma espécie endêmica da Caatinga, com registros na Bahia, Paraíba, Pernambuco e Rio Grande do Norte, mas com apenas três populações coletadas nos últimos 20 anos (Pereira et al., 2018). Também foi considerada nessa lista a espécie *Anemia dentata* Gardner. Segundo Mickel (2016), *Anemia mirabilis* Brade, citadas em listas anteriores, é sinônimo de *A. dentata*, situação que já havia sido discutida em outras ocasiões e que levou a essa inclusão. *Anemia dentata* era muito confundida com outras espécies e pouco conhecida em coleções de herbário, mas é uma espécie amplamente distribuída no território nacional. Amostras de diferentes coleções vêm sendo recentemente confirmadas como se tratando dessa espécie, contribuindo para um melhor conhecimento a respeito de sua distribuição geográfica entre outros atributos ecológicos e, com isso, podemos inferir uma categorização mais precisa (consultar http://www.splink.org.br/).

As publicações de floras estaduais, citadas anteriormente, podem ser encontradas nas obras de Fraga et al. (2019), para o estado do Espírito Santo; Mamede et al. (2007), para o estado de São Paulo; e Fundação Biodiversitas (2007), para Minas Gerais. No Rio Grande do Sul, as espécies da flora nativa do estado, consideradas ameaçadas de extinção, são apresentadas em Decretos Estaduais (CONSEMA, 2002; 2014). Gasper e Salino (2015) também apresentam considerações sobre a flora do estado de Santa Catarina, realizando uma abordagem sobre as espécies que poderiam ser enquadradas como ameaçadas. Merece destaque o fato de sete espécies serem consideradas presumivelmente extintas, não tendo sido registradas nas últimas cinco décadas.

Ainda que o conhecimento sobre as espécies ameaçadas tenha crescido, a maioria dos estados brasileiros ainda não elaborou suas próprias listas, não havendo até o momento nenhum estudo dessa amplitude para as regiões Norte, Nordeste e Centro-oeste. Essas regiões possuem fisionomias vegetacionais singulares e, em grande, parte distintas das encontradas nas regiões Sudeste e Sul.

Tabela 1: Samambaias e licófitas registradas nas listas nacionais de espécies ameaçadas de extinção. MMA = Ministério do Meio Ambiente / CNCFLORA. = *Livro Vermelho da Flora do Brasil* (Martinelli e Moraes, 2013); BIOD. = Biodiversitas (considerando as espécies válidas e com nomenclatura atualizada). Na lista do MMA, as espécies ameaçadas não foram categorizadas e foram dispostas no Anexo I (AI), e as espécies com deficiência de dados foram inseridas no Anexo II (AII). Nesta lista PEX = Presumivelmente Extinta. Classificações: EX: Extinta; CR: Criticamente em perigo; EN: Em perigo; VU: Vulnerável

TÁXONS	**LISTAS**		
	MMA (CNFLORA) 2014	**MMA 2008**	**BIOD. 2005**
SAMAMBAIAS	**71spp**	**17spp AI 44spp AII**	**61spp**
ANEMIACEAE			
Anemia blechnoides J.Sm.	VU	AII	CR
Anemia mirabilis Brade (= *Anemia dentata* Gardner, atualizada na lista do MMA)	VU	AII	EN
Anemia gardneri Hook.	VU	AII	EN
Anemia organensis Rosenst.	-	AII	EN
Anemia trichorhiza Gardner	VU	-	-
ASPLENIACEAE			
Asplenium beckeri Brade	CR	AI (PEX)	EX
Asplenium bradeanum Handro	EN	AI	VU
Asplenium castaneum Schltdl. & Cham.	EN	AI	CR
Asplenium schwackei Christ	CR	AI	CR
Asplenium trindadense (Brade) Sylvestre	CR	AI	CR

TÁXONS	LISTAS		
	MMA (CNFLORA) 2014	MMA 2008	BIOD. 2005
BLECHNACEAE			
Austroblechnum andinum (Baker) Gasper & V. A. O. Dittrich	CR	AI	CR
Austroblechnum squamipes (Hieron.) Gasper & V. A. O. Dittrich	EN	AI	EN
Blechnum heringeri Brade	VU	-	-
Cranfillia sprucei (C.Chr.) Gasper & V. A. O. Dittrich	VU	AI	CR
CULCITACEAE			
Culcita conifolia (Hook) Maxon	-	AII	EN
DICKSONIACEAE			
Dicksonia sellowiana Hook.	EN	AI	EN
DRYOPTERIDACEAE			
Elaphoglossum acrocarpum (Mart.) T. Moore	VU	-	-
Elaphoglossum amplissimum (Fée) Christ	EN	-	-
Elaphoglossum beckeri Brade	CR	AII	CR
Megalastrum wacketii (Rosenst. ex C.Chr.) A.R. Sm. & R.C. Moran	EN	-	-
Polystichum bradei Rosenst.	EN	AII	EN
HYMENOPHYLLACEAE			
Hymenophyllum magellanicum (Klotzsch) Kunze	-	AII	VU
Hymenophyllum peltatum (Poir.) Desv.	-	AII	EN
Hymenophyllum sampaioanum Brade & Rosenst.	CR	AII	VU
Hymenophyllum silveirae Christ	CR	AII	EN
Trichomanes lucens Sw.	-	AII	VU
Trichomanes macilentum Bosch	-	AII	VU
Trichomanes spruceanum HooK	-	AII	VU

TÁXONS	LISTAS		
	MMA (CNFLORA) 2014	MMA 2008	BIOD. 2005
MARSILEACEAE			
Regnellidium diphyllum Lindm.	VU	AII	VU
OPHIOGLOSSACEAE			
Botrychium virginianum (L.) Sw.	-	AII	VU
PLAGIOGYRIACEAE			
Plagiogyria fialhoi (Fée & Glaz.) Copel	-	AII	VU
POLYPODIACEAE			
Alansmia senilis (Fée) Moguel & M. Kessler	CR	-	-
Ceradenia capillaris (Desv.) L.E. Bishop	VU	AII	EN
Ceradenia glaziovii (Baker) Labiak	EN	AII	EN
Ceradenia warmingii (C.Chr.) Labiak	CR	AI	CR
Grammitis fluminensis Fée	EN	-	-
Lellingeria brasiliensis (Rosenst.) Labiak	VU	-	-
Lellingeria itatimensis (C.Chr.) A.R. Sm. & R.C. Moran	CR	AII	EN
Lellingeria tamandarei (Rosenst.) A.R.Sm. & R.C.Moran	EN	-	-
Microgramma crispata (Fée) R.M.Tryon & A.F.Tryon	-	AII	EN
Moranopteris perpusilla (Maxon) R.Y. Hirai & J. Prado	EN	AII	EN
Pecluma hoehnii (A. Samp.) Salino	CR	AII	CR
Pecluma imbeana (Brade) Salino	CR	AII	CR
Pecluma insularis (Brade) Salino	CR	AII	CR
Pleopeltis alborufula (Brade) Salino	EN	-	-
Pleopeltis monoides (Weath.) Salino	EN	-	-

TÁXONS	LISTAS		
	MMA (CNFLORA) 2014	MMA 2008	BIOD. 2005
Pleopeltis trindadensis (Brade) Salino	CR	-	-
Stenogrammitis limula (H. Christ) Labiak	CR	-	-
Stenogrammitis pumila (Labiak) Labiak	CR	-	-
Terpsichore semihirsuta (Klotzsch) A.R. Sm.	EN	AI	CR
Terpsichore taxifolia (L.) A.R. Sm.	EN	-	-
PTERIDACEAE			
Adiantum diphyllum (Fée) Maxon	CR	AI	CR
Adiantum discolor J. Prado	EN	AII	CR
Adiantum mynsseniae J. Prado	EN	-	-
Adiantum papillosum Handro	EN	-	-
Adiantum tetragonum Schrad.	EN	AII	EN
Cheilanthes incisa Kunze ex Mett.	EN	AI	CR
Cheilanthes juergensii Rosenst.	EN	AII	EN
Cheilanthes regnelliana Mett.	EN	-	-
Doryopteris rediviva Fée	VU	-	-
Doryopteris trilobata J. Prado	EN	AII	CR
Jamesonia biardii (Fée) Christenh.	EN	AII	EN
Jamesonia brasiliensis Christ	EN	AII	CR
Jamesonia cheilanthoides (Sw.) Christenh.	EN	AII	CR
Jamesonia flexuosa (Kunth) Christenh.	-	AI	EN
Jamesonia insignis (Mett.) Christenh.	EN	AII	VU
Jamesonia rufescens (Fée) Christenh.	CR	AI	CR
Lytoneurum itatiaiensis (Fée) Yesilyurt	EN	AII	EN

TÁXONS	LISTAS		
	MMA (CNFLORA) 2014	MMA 2008	BIOD. 2005
Lytoneurum paradoxa (Fée) Yesilyurt	VU	AII	EN
Lytoneurum quinquelobatum (Fée) Yesilyurt	CR	AII	CR
Lytoneurum rosenstockii (Brade) Yesilyurt	EN	AII	CR
Lytoneurum rufum (Brade) Yesilyurt	EN	AII	EN
Lytoneurum subsimplex (Fée) Yesilyurt	EN	AII	EN
Lytoneurum tijucanum (Brade & Rosenst.) Yesilyurt	EN	AII	CR
Ormopteris cymbiformis (J. Prado) T. Barbará	EN	AII	CR
Ormopteris gleichenioides (Gardner) J. Sm.	EN	AI	CR
Pteris congesta J. Prado	EN	AII	CR
Pteris limae Brade	CR	AII	EN
THELYPTERIDACEAE			
Amauropelta novaeana (Brade) Salino & T. E. Almeida	CR	AI	CR
Goniopteris cutiataensis (Brade) Brade	EN	-	-
Goniopteris littoralis (Salino) Salino & T. E. Almeida	EN	-	-
Goniopteris montana (Salino) Salino & T. E. Almeida	VU	-	-
Goniopteris multigemmifera (Salino) Salino & T. E. Almeida	CR	-	-
WOODSIACEAE			
Athyrium filix-femina (L.) Roth	-	AII	EN

TÁXONS	LISTAS		
	MMA (CNFLORA) 2014	MMA 2008	BIOD. 2005
LICÓFITAS	**19spp**	**4spp AI 15spp AII**	**19spp**
ISOETACEAE			
Isoetes bradei Herter	EN	AI (PEX)	EX
Isoetes gigantea U. Weber	-	AII	CR
Isoetes kriegerii H.P. Fuchs	-	AII	CR
Isoetes luetzelburgii U. Weber (espécie não citada no *Livro Vermelho da Flora do Brasil*)	EN	AI	EN
Isoetes martii A.Br	-	AII	VU
Isoetes organensis U.Weber	-	AII	EN
LYCOPODIACEAE	-		
Diphasium jussiaei (Desv. ex Poiret) Presl ex Rothmaler	EN	AII	EN
Huperzia catharinae (Christ) Holub	-	AII	CR
Palhinhaea bradei (Herer) Holub	EN	AII	CR
Phlegmariurus aqualupianus (Spring) B. Øllg.	EN	AI	CR
Phlegmariurus christii (Silveira) B. Øllg.	EN	-	-
Phlegmariurus hemleri (Nessel) B. Øllg.	CR	AII	EN
Phlegmariurus itambensis (B. Øllg. & P.G.Windisch) B. Øllg.	EN	AII	CR
Phlegmariurus martii (Wawra) B. Øllg.	EN	-	-
Phlegmariurus mollicomus (Spring) B. Øllg.	EN	-	-
Phlegmariurus mooreanus (Baker) B. Øllg.	EN	AII	EN
Phlegmariurus nudus (Nessel) B. Øllg.	EN	-	-
Phlegmariurus regnellii (Maxon) B. Øllg.	CR	AII	EN

TÁXONS	LISTAS		
	MMA (CNFLORA) 2014	MMA 2008	BIOD. 2005
Phlegmariurus ruber (Cham. & Schlecht.) B. Øllg.	CR	AI	CR
Phlegmariurus sellowianus (Herter) B. Øllg.	VU	-	-
Phlegmariurus taxifolius (Sw.) Á. Löve & D. Löve.	EN	-	-
Phlegmariurus treitubensis (Silveira) B. Øllg.	CR	AII	EN
Pseudolycopodiella benjaminiana (P.G.Wndisch) B. Øllg.	EN	AII	EN
SELAGINELLACEAE			
Selaginella mendoncae Hieron.	VU	A II	VU
Selaginella valida Alston	-	AII	EN

As listas estaduais são de grande importância para a tomada de decisões por parte do Poder Público nas esferas estaduais, mas abordagens que levam em consideração aspectos ecológicos ao invés de divisões políticas podem ser muito interessantes para as estratégias de conservação. Algumas propostas de trabalhos discutem sobre as espécies ameaçadas em uma escala de domínio fitogeográfico, como Xavier et al. (2009) para a Caatinga, ou em uma abordagem local, como exemplo de Salino e Almeida (2008), que listam as espécies ocorrentes na Cadeia do Espinhaço e tecem comentários sobre o grau de ameaça a essas plantas. Nos dois trabalhos, os autores comentam a ocorrência de espécies potencialmente ameaçadas e que estão fora de Unidades de Conservação.

Além da falta de conhecimento sobre o estado de conservação da flora, várias regiões do país vêm sofrendo pressões cada vez maiores sobre seus recursos naturais, especialmente pelos desmatamentos e pela expansão agrícola e urbana. É urgente a necessidade de que maiores esforços sejam feitos para se conhecer o real estado de conservação das espécies e ecossistemas para, assim, estabelecer estratégias que possam garantir sua conservação.

5. Conservação das espécies endêmicas de samambaias e licófitas no Brasil

Sem dúvida, o Brasil é um dos países mais ricos em espécies de samambaias e licófitas (ver capítulos 5 e 6 deste livro). Outro fator de destaque é o número de espécies endêmicas, que atinge quase 40% do total encontrado no país (Prado et al. 2015). Por isso, é de extrema importância que sejam traçadas estratégias efetivas de conservação desse patrimônio genético único. Endemismo é um dos principais conceitos ecológicos relativos à espécie, representando uma distribuição natural restrita a um lugar e tornando o táxon vulnerável à extinção quando o seu habitat está ameaçado (Ganem e Drummond, 2010).

As estratégias de conservação atuais para salvar as espécies, visando à criação de Unidades de Conservação, além da implementação e da manutenção das que já foram criadas, serão determinantes para saber quais espécies serão preservadas e quais serão extintas (Primack e Rodrigues, 2001). Contudo, no Brasil, essa realidade ainda continua problemática, mesmo quando existem as UC´s (Pádua, 2012). As espécies endêmicas merecem atenção nesse sentido, pois são determinantes para as denominações das áreas consideradas como *hotspots* da biodiversidade e constituem patrimônio genético inestimável. Algumas espécies endêmicas estão restritas a poucas localidades ou a pequenas áreas e tendem a desaparecer com o avanço das ações antrópicas. Algumas endêmicas locais são descritas com base em coletas antigas, em áreas que já foram descaracterizadas ou devastadas. Espécies com populações pequenas são grandes desafios para a conservação, já que são mais susceptíveis a catástrofes naturais e estão sujeitas à perda de variabilidade genética, endogamia e deriva genética, bem como a flutuações demográficas e ambientais (Ganem e Drummond, 2010; Wilson, 1994).

A maior parte das espécies endêmicas de samambaias e licófitas encontradas no Brasil estão restritas à Floresta Atlântica (veja o capítulo 6 deste livro). Algumas espécies ocorrem por toda a extensão da Floresta Atlântica brasileira, mas a maioria está concentrada no centro de endemismo nas cadeias de montanhas da porção Sul-Sudeste (incluindo o sul da Bahia). Depois, destacam-se os domínios do Cerrado e da Amazônia. Para compreender melhor o número exato das espécies que são endêmicas desses domínios, faz-se necessário um estudo atualizado da distribuição das espécies endêmicas no território nacional. No domínio fitogeográfico da Caatinga (*stricto sensu*), encontramos o registro de duas espécies endêmicas (*Isoetes luetzelburgii* Weber e *Trachypteris gilliana* (Baker) Sevenson),

mesmo número registrado no domínio do Pantanal (*Isoetes dubsii* J.B.S. Pereira e *Cheilantes pantanalensis* E.L. Assis, Ponce & Labiak).

Considerando a divisão política do país, divisão não natural, mas essencial para as tomadas de decisões, o Sudeste se destaca em relação ao número de espécies e de endêmicas, principalmente com ocorrências em apenas um estado (figura 4). A maioria das espécies endêmicas ocorre em três ou mais estados, o que pode tornar mais fácil a estratégia de conservação e propiciar a ocorrência em UC´s. Contudo, um número expressivo de espécies é registrado em um ou dois estados, evidenciando uma potencial fragilidade, já que, muitas vezes, as populações também são pequenas.

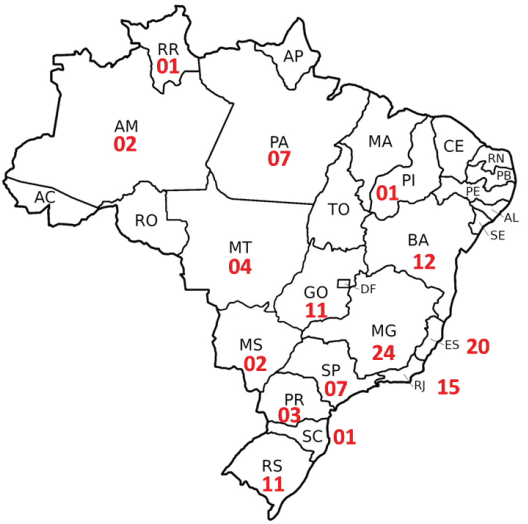
Com ocorrência em dois estados, são registradas cerca de 80 espécies que, avaliando informações disponíveis nas bases de dados que tratam de registros de coletas e dados de distribuição de espécies, aproximadamente, 50% se encontram apenas em uma localidade em cada estado. Do total registrado, 80% ocorrem no domínio fitogeográfico da Floresta Atlântica e 10%, no Cerrado, os dois *hotspots* do território nacional. Uma espécie ocorre na Amazônia, e as outras são compartilhadas por mais de um domínio fitogeográfico. A maioria dessas espécies, cerca de 80%, está registrada em áreas de Unidades de Conservação.

Entre as espécies com registro em apenas um estado (114 spp.), pouco mais de 80% ocorrem em uma ou duas localidades, e cerca de 40% são registradas em áreas de UC´s. Isso é preocupante, visto que algumas espécies estão restritas a áreas reduzidas e algumas apresentam seus últimos registros de coleta anteriores à década de 70 do século passado. A maioria das espécies com registro em apenas um estado ocorre no domínio fitogeográfico da Mata Atlântica, depois, destacam-se as espécies que ocorrem no Cerrado e na Amazônia. Apesar de 73 espécies endêmicas serem registradas no *Livro Vermelho da Flora do Brasil*/Lista de Espécies Ameaçadas do MMA de 2014, ainda é necessário avaliar melhor as espécies endêmicas, pois um estudo mais aprofundado fornecerá informações sobre a distribuição dessas plantas e sua condição populacional, bem como promoverá a atualização do estado de conservação daquelas que atualmente apresentam apenas registros antigos.

Considerando essas espécies endêmicas, restritas a um estado, Minas Gerais é o mais representativo, com 24 espécies, seguido pelo Espírito Santo, com 20, Rio de Janeiro, com 15, e Bahia, com 12 espécies (figura 4). Esse número é baseado nos dados de Samambaias e Licófitas (2023) e uma revisão em base de dados acerca da ocorrência dessas espécies. O esforço recente de coletas e revisões de grupos complexos contribui significativamente para esse conhecimento. É importante ressaltar que algumas espécies só possuem registros muito antigos, como, por exem-

plo: *Anemia gracilis* Schrad. (última coleta em 1903), *Hymenophyllum silveirae* Christ (última coleta 1904), *Ctenitis flexuosa* (Fée) Copel. (última coleta 1893), entre outras. Vale destacar que esse número de espécies restritas a um estado estará em constante mudança, quer seja aumentando devido à descrição de espécies novas com número reduzido de coletas, quer seja diminuindo com novos registros oriundos do esforço de estudos florísticos e revisão de material de herbário.

Figura 4: Número de espécies endêmicas dos estados do Brasil



Fonte: Os autores.

6. Conservação *in-situ* X *ex-situ*

A conservação *in-situ* deve levar em consideração a proteção dos habitats como um todo, principalmente aqueles conhecidos como "Hot Spots", onde se concentra um grande número de espécies (Myers et al., 2000). Mas espécies ameaçadas que ocorrem fora dessas áreas requerem uma atenção especial, e os habitats onde elas ocorrem também devem ser protegidos.

Jermy (1990) comenta que, com o rápido desaparecimento das florestas tropicais em todo o mundo, muitas samambaias estão deixando de ser conhecidas, sendo importante investigar, o quanto antes possível, as áreas sob ameaças, para que se possa saber quantas e quais espécies estão atualmente protegidas em parques nacionais e reservas naturais.

Processos de favorecimento, reintrodução ou introdução de espécies em ambientes naturais devem ser levados em consideração. No entanto, esses processos podem ser caros e o sucesso não é garantido, sendo a conservação dos habitats a primeira medida para se evitar que haja um empobrecimento das populações ou até mesmo possíveis extinções. Ao selecionar áreas com foco na conservação de samambaias e licófitas, deve-se levar em consideração a diversidade de habitats que a região possa apresentar, visto que uma pequena área em um terreno declivoso de uma montanha pode apresentar um número relativamente maior de micro-habitats e, consequentemente, abrigar uma maior possibilidade de nichos para uma diversidade maior de samambaias e licófitas (Moran, 1995; Tuomisto et al., 2002) do que uma área maior em um terreno plano e homogêneo de uma planície, embora, em ambos os locais, possam ocorrer espécies raras ou ameaçadas. Vale ressaltar que muito da especificidade de habitat encontrada nesse grupo de vegetais pode estar relacionada ao seu histórico de vida e é representado por duas fases bastante distintas, o gametófito e o esporófito, cada qual com exigências ambientais específicas (ver capítulos 1 e 2 deste livro).

A conservação *ex-situ* pode ser feita tanto pela germinação de esporos e, posteriormente, cultivo e manutenção das plantas como de indivíduos silvestres trazidos para coleções vivas de jardins botânicos, ou em laboratórios de cultivo *in vitro* e banco de germoplasma, onde células ou tecidos podem ser mantidos em cultivo, armazenados resfriados ou criopreservados para futuros usos.

A partir do Decreto nº 4.339, de 22 de agosto de 2002, que especifica as diretrizes da Política Nacional da Biodiversidade, os jardins botânicos passam a ter também a função de conservação de espécies da flora brasileira constantes nas listas de espécies ameaçadas, a exemplo do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Esse decreto também institui que deverão ser priorizadas e incentivadas as pesquisas que venham a proteger e retirar essas espécies das listas de ameaçadas.

O cultivo *in-vitro* pode ser empregado tanto para a propagação de espécies ameaçadas ou de difícil cultivo como, possivelmente, seja o método mais eficaz para satisfazer as demandas por plantas para a horticultura ou para a produção de fármacos, sem impactar as populações naturais (Mehltreter, 2010).

7. Direcionamentos futuros

Muito temos avançado com relação ao conhecimento da riqueza e da diversidade de espécies encontradas no Brasil. No entanto, estudos taxonômi-

cos e levantamentos florísticos em áreas ainda pouco exploradas são prementes, tendo em vista a magnitude da diversidade até então registrada e das dimensões territoriais do Brasil. É necessário que as listagens que já foram elaboradas sejam constantemente atualizadas, seja pelo avanço no conhecimento taxonômico, seja pelo incremento no esforço amostral, com coletas em áreas pouco exploradas ou pelo monitoramento de populações conhecidas.

O estado de conservação de samambaias e licófitas pode ser mais bem elaborado se houver um entendimento maior da biologia das espécies. Estudos de modelagem de nicho ecológico podem ser de extrema valia para orientar esforços de coleta e verificar se a raridade de espécies pouco registradas é fruto de escassez de coleta ou uma condição real do táxon. Essa análise para espécies indicadas como "deficiência de dados" pode ajudar no melhor entendimento de sua distribuição e inclusão na lista de ameaçadas. Seria de extrema valia uma política nacional de atualização periódica da lista de espécies ameaçadas, já que o maior entendimento da distribuição das espécies (com descrição de novas espécies e novos registros locais e nacionais) tem avançado com bastante rapidez nos últimos anos, como pode ser observado pelos números de Samambaias e Licófitas (2023).

Assim, é necessária a integração dos diferentes estudos da flora, incluindo dados biológicos e ecológicos, para que se possam estabelecer estratégias eficientes de conservação de samambaias e licófitas. Por último, mas não menos importante, promover a divulgação desse conhecimento para o público em geral, contribuindo para uma efetiva conscientização ambiental.

Referências

Alalade, O. A. e Iyayi, E. E. "Chemical composition and the feeding value of *Azolla* (*Azolla pinnata*) Meal for egg-type chicks". *International Journal of Poultry Science*, 2006, 5 (2), p. 137-141.

Alcantara, P. F. e Querubin, L. J. "Feeding value of *Azolla* meal for broilers". *Philippine Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 1985, 11, p. 1-8.

Arcand, N. N. e Ranker, T. A. "Conservation biology". In Ranker, T. A. e Haufler C. H. *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008, p. 257-283.

Aximoff, I.. O que perdemos com a passagem do fogo pelos campos de altitude do estado do Rio de Janeiro? Biodiversidade Brasileira, 2011.v. 2, p. 180-200.

Aximoff, I. e Rodrigues, R. Histórico dos incêndios no Parque Nacional do Itatiaia. Ciência Florestal (UFSM. Impresso),2011. v. 21, p. 85-94.

Barros, I.C.L. e Andrade, L.H.C. Pteridofitas medicinais (samambaias, avencas e plantas afins). Editora Universitária UFPE. 1997.

Becerra, M. et al. "Effect of replacing whole boiled soya beans with Azolla in the diets of growing ducks". *Livestock Research and Rural Development*, 1995, 7 (3), p. 1-10.

Biodiversitas. *Revisão da lista da flora brasileira ameaçada de extinção*. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas para Conservação da Natureza, 2005.

Biodiversitas. *Revisão das listas de espécies da flora e fauna ameaçadas de extinção do estado de Minas Gerais*. Relatório final, Volume 2. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas para Conservação da Natureza, 2007.

Blanch, M. et al. *Atividades biológicas das pteridófitas*. Rio de Janeiro: Âmbito cultural, 2010.

Bocchi, S. e Malgioglio, A. "*Azolla-Anabaena* as a Biofertilizer for Rice Paddy Fields in the Po Valley, a Temperate Rice Area in Northern Italy". *International Journal of Agronomy Article*, 2010, ID 152158, p. 1-5.

Bhuvaneshwari, K. e Singh, P. K. "Response of nitrogen-fixing water fern Azolla biofertilization to rice crop". *3 Biotech*, 2015, 5 (4), p. 523-529.

Cao, H. et al. Phytochemicals from fern species: potential for medicine applications. *Phytochem Reviews*, 2017, p. 1-62.

Carvalho, C. J. B. "Ferramentas atuais da Biogeografia histórica para utilização em conservação". In Milano, M. S. et al. (eds.). *Unidades de conservação: atualidades e tendências.* Curitiba: Fundação O Boticário de Proteção da Natureza, 2004, p. 92-103.

Cohen, M. F. et al. "Biodegradation of diesel fuel by an Azolla-derived bacterial consortium". *Journal of Environmental Science and Health*, Part A, 2002, 37 (9), p. 1953-1606.

Condack, J. P. S. "*Polystichum*". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB90988>. Acesso em: 10 mar. 2023.

Condack, J. P. S. e Sylvestre, L. S. "Structure of fern community in the high mountain forest of Itatiaia National Park, Brazil". In Verna, S. C. et al. (Eds.).. *Perspectives in pteridophytes*. Dehradun: Bishen Singh Mahendra Pal Singh, 2008, pp .113-126.

CONSEMA – Conselho Estadual do Meio Ambiente, Rio Grande do Sul. 2002. *Decreto Estadual CONSEMA nº 42.099 de 31 de dezembro de 2002*. Declara espécies da flora nativa ameaçadas de extinção no estado do Rio Grande do Sul e dá outras providências. Palácio Piratini, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.

CONSEMA – Conselho Estadual do Meio Ambiente, Rio Grande do Sul. 2014. *Decreto Estadual CONSEMA Decreto nº 51.109, de 19 de dezembro de 2014*. Declara espécies da flora nativa ameaçadas de extinção no estado do Rio Grande do Sul e dá outras providências. Palácio Piratini, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.

Cortez, L. "Pteridofitas epífitas encontradas en Cyatheaceae y Dicksoniaceae de los Bosques Nublados de Venezuela". *Gayana Botánica*, 2001, 58, p. 13-23.

Das, D. et al. "Potential of *Azolla pinnata* as biogas generator and as a fish-feed". *Indian Journal of Environmental Health*, 1994, 36, p. 186-191.

DrăGhiceanu, O. A. et al. "Applications of pteridophytes in phytoremediation". *Current Trends in Natural Sciences*, 2014, 3 (6), p. 68-73.

Fraga, C. N. et al. (Orgs.). *Fauna e Flora ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo*. Santa Teresa: Instituto Nacional da Mata Atlântica, 2019.

Ganem, R. S. e Drummond, J. A. "Biologia da conservação: as bases científicas da proteção da biodiversidade". In Ganem, R. S. (Org.). *Conservação da biodiversidade: legislação e políticas públicas* (Série memória e análise de leis, n.2). Brasília: Câmara dos Deputados, Edições Câmara, 2010, p. 11-46.

Gasper, A. L. e Salino, A. "Samambaias e licófitas de Santa Catarina: composição, riqueza e espécies ameaçadas". *Iheringia, Série Botânica*, 2015, 70 (2), p. 321-342.

Gasper, A. L. et Al. "Inventário de *Dicksonia sellowiana* Hook. em Santa Catarina". *Acta Botanica Brasilica*, 2011, 25, p. 776-784.

Gentry, A. H. e Dodson, C. "Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest". *Biotropica*, 1987, 19 (2), p.149-156.

Given, D. R. "Changing aspects of endemism and endangerment in pteridophyta". *Journal of Biogeography*, 1993, 20 (3), p. 293-302.

Gonzaga, M. I. S. et al. "Arsenic Phytoextraction and hyperaccumulation by fern species". *Scientia Agricola*, 2006, 63 (1), p. 90-101.

Graynum, M. H. e Churchill, H. W. "An introduction to the pteridophyte flora of Finca La Selva". *American Fern Journal*, 1987, 77, p. 73-89.

IUCN. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. Gland and Cambridge: IUCN Species Survival Commissions, 2001.

Jermy, A. C. "Conservation of pteridophytes". In Kubitzki, K. (Ed.). *The families and genera of vascular plants*. Vol. 1. Berlin: Spring- Verlag, 1990, p.14.

Kannaiyan, S. e Kumar, K. *Azolla Biofertilizer for Sustainable Rice Production*. Delhi: Daya Publishing House, 2005.

Katayama, N. M. et al. "*Azolla* as a component of the space diet during habitation on Mars". *Acta Astronautica*, 2008, 63, p. 1093-1099.

Kieling-Rubio, M. A. et al. 2013. "Dryopteridaceae". In Martinelli, G. e Moraes, M. A. (Orgs.). *Livro Vermelho da flora do Brasil. 1. ed.* Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson, 2013, p. 487-489.

Kim, K. J. et al. "Variation in formaldehyde removal efficiency among indoor plant species". *Hortscience*, 2010, 45 (10), p. 1489-1495.

Lee, C. H. e Shin, S. L. "Functional activities of ferns for human health". In Fernández, H. et al. (Eds.). *Working with Ferns: Issues and Applications*. New York: Springer, 2010, p. 347-360.

Mamede, M. C. H. *Livro Vermelho das espécies vegetais ameaçadas de extinção no estado de São Paulo.* São Paulo: Instituto de Botânica, 2007.

Martinelli, G. e Moraes, M. A. (Orgs.). *Livro vermelho da flora do Brasil. 1. ed*. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson, 2013.

Mehltreter, K. "Phenology and habitat specificity in tropical ferns". In Ranker, T. A. e Haufler C. H. (Eds) *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008, p. 201-221.

Mehltreter, K. "Fern conservation". In Mehltreter, K. et al. (Eds.). *Fern Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2010, p. 220-254.

Mickel, J. Anemia (Anemiaceae). Flora Neotropica 118: 1-182. NYBG Press. 2016.

Mielke, E. J. C. *Análise da cadeia produtiva e comercialização do Xaxim, Dicksonia sellowiana, no estado do Paraná* (Dissertação). Pós-graduação em Engenharia florestal / UFPR, 2002.

Mittermeyer, R. A. et al. *Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Threatened Terrestrial Ecoregions*. Washington D.C.: Conservation International, 2004.

Moran, R. C. "The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on neotropical montane forests". In Churchill, S. P. (Ed.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. New York: The New York Botanical Garden, 1995, p. 857-914.

Myers, N. et al. "Biodiversity hotspots for conservation priorities". *Nature*, 2000, 403, p. 853-858.

Paciência, M. L. B. e Prado, J. "Effects of forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rainforest in Brazil". *Plant Ecology*, 2005, 180, p. 87-104.

Pádua, M. T. J. "Unidades de Conservação: muito mais do que atos de criação e planos de manejo". In Milano, M. S. (Ed.). *Unidades de conservação: atualidades e tendências*. Curitiba: Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, 2002, p. 3-13.

Pádua, M. T. J. "Unidades de Conservação no Brasil: lutando por parques de verdade". In Palazzo Junior, J. T. e Carbogim, J. B. P. (Orgs.). *Conservação da natureza: E eu com isso?* Fortaleza: Editora Fundação Brasil Cidadão, 2012, p. 26-37.

Pereira, J. B. S. et al. "Lectotypification and observations on the morphology, distribution and conservation status of *Isoetes luetzelburgii* (Isoetaceae)". *Phytotaxa*, 2018, 364 (3), p. 289-295.

Poulsen, A. D. e Baslev, H. "Abundance and cover of ground herbs in Amazonian rain forest". *Journal of Vegetation Science*, 1991, 2, p. 315-322.

PPG – Pteridophyte Phylogeny Group I. "A community-derived classification for extant lycophyte and ferns". *Journal of Systematics and Evolution*, 2016, 54 (6), 563-603.

Prado, J. et al. "Pteridaceae". In Martinelli, G. e Moraes, M. A. (Orgs.). *Livro Vermelho da flora do Brasil*. 1. ed. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson, 2013, p. 904-914.

Prado, J. et al. Diversity of ferns and licophytes in Brazil. Rodriguésia 66 (4): 1073-1083. 2015.

Primack, R. B. e Rodrigues, E. *Biologia da conservação*. Londrina: E. Rodrigues, 2001.

Querubin, L. J. et al. "Chemical composition of three *Azolla* species (*A. caroliniana*, *A.microphylla* and *A. pinnata*) and feeding value of *Azolla* meal (*A. microphylla*) in broiler rations II". *Philippine Agriculture*, 1986, 69, p. 479-490.

Rajendran, R. e Reuben, R. "Laboratory evaluation of the water fern, *Azolla pinnata* for mosquito control". *Journal of Biological Control*, 1988, 2, p. 114-116.

Rathinasabapathi, B. et al. "Arsenic Hyperaccumulating Ferns and their Application to Phytoremediation of Arsenic Contaminated Sites". In Silva, J. A. T. (Ed.). *Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology*. London: Global Science Books, 2006.

Rocha, L. G. M. et al. "Parques nacionais brasileiros: problemas fundiários e alternativas para sua resolução". *Revista de Sociologia e Política* [*online*], 2010, 18, p. 205-226.

Ruokolainen, K. et al. "Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phytogeographic patterns in Amazonian rain forests". *Journal of Tropical Ecology*,1997, 13, p. 243-256.

Salovaara, K. J. et al. "Forest classification in an Amazonian rainforest landscape using pteridophytes as indicator species". *Ecography*, 2004, 27, p. 689-700.

Salino, A. e Almeida, T. E. "Diversidade e conservação das pteridófitas na cadeia do espinhaço". *Megadiversidade*, 2008, 4 (1-2), p. 50-70.

"Samambaias e Licófitas". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB128483>. Acesso em: 12 mar. 2023.

Schmitt, J. L. et al. "Aspectos florísticos e ecológicos de pteridófitas epifíticas em cáudices de Dicksonia sellowiana Hook. (Pteridophyta, Dicksoniaceae), São Francisco de Paula, RS, Brasil". *Pesquisas, Série Botânica*, 2005, 56, p. 161-172.

Schmitt, J. L. et al. "Crescimento do cáudice e fenologia de Dicksonia sellowiana Hook. (Dicksoniaceae) no sul do Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2009, 23 (1), p. 282-291.

Silva, I. A. A. et al. "Fragmentation and loss of habitat: consequences for the fern communities in Atlantic forest remnants in Alagoas, north-eastern Brazil". *Plant Ecology and Diversity*, 2014, 7 (4), p. 509-517.

Silva, N. G. et al. "Two rediscoveries and one extinction for the flora of Trindade Island, Brazil". *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 2013, 140, p. 230-235.

Sood, A. et al. "Phytoremediation potencial of aquatic macrophyte*, Azolla*". *Ambio*, 2012, 41 (2), p. 122-137.

Souza, G. C. et al. "An ethnobiological assessment of *Rumohra adiantiformis* (samambaia-preta) extractivism in Southern Brazil". *Biodiversity and Conservation*, 2006, 15, p. 2737-2746.

Subudhi, B. e Singh, P. "Nutritive value of the water fern *Azolla pinnata* for chicks". *Poultry Science*, 1978, 57, p. 123-124.

Sundue, M. et al. "*Rumohra glandulosissima* (Dryopteridaceae) a new species from the Atlantic Rainforest, and Revision of the Species Occurring in Brazil". *Systematic Botany* 2013, 38 (4), p. 915-924.

Tamang, Y. e Samanta, G. "Feeding value of *Azolla* (*Azolla pinnata*) an aquatic fern in Black Bengal goats". *Indian Journal of Animal Sciences*, 1993, 63, p. 188-191.

Tamany, Y. et al. "Nutritive value of *Azolla* (*Azolla pinnata*) and its potentiality of feeding in goats". *Environment and Ecology*, 1992, 10, p. 755-756.

Teixeira, F. C. G. e Diniz, M. A. "*Azolla* as a biofertiliser in Africa. A challenge for the future". *Revista de Ciências Agrárias*, 2000, 23 (3-4), 120-138.

Thakar, S. B. et al. "FERN Ethnomedicinal Plant Database: Exploring fern ethnomedicinal plants knowledge for computational drug Discovery". *Current Computer Aided-Drug Design*, 2015, 11 (3), p. 266-271.

Tomšík, P. "Ferns and Lycopods—A Potential Treasury of Anticancer Agents but Also a Carcinogenic Hazard". *Pytotherapy Research*, 2014, 28 (6), p. 798-810.

Tryon, R. M. "Endemic areas and geographic speciation in tropical american ferns". *Biotropica*, 1972, 4 (3), p. 121-131.

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and Allied Plants, with Special Reference to Tropical America*. New York: Springer Verlag, 1982.

Tuomisto, H. e Poulsen, A. D. "Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in tropical rain forests". *Journal of Biogeography*, 1996, 23, p. 283-293.

Tuomisto, H. e Poulsen, A. D. "Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests". *Journal of Vegetation Science*, 2000, 11, p. 383-396.

Tuomisto, H. e RuokolaineN, K. "Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest". *Journal of Vegetation Science*, 1994, 5, p. 25-34.

Tuomisto, H. et al. "Edaphic distribution of some species of fern genus Adiantum in western Amazonia". *Biotropica*, 1998, 30, p. 392-399.

Tuomisto, H. et al. "Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia". *Biotropica*, 2002, 34, p. 516-533.

Varghese, T. J. et al. "Relative growth of the grass carp, Ctenophaogodon idella (Val.) fed on Utriclaria and a mixture of Azolla and Lemna". *Journal of the Inland Fisheries Society of India*, 1976, 8, p. 206-211.

Wagner, G. M. "Azolla: A review of its biology and utilization". *The Botanical Review*, 1997, 63, p. 1-26.

Walter, K. S. e Gillet, H. J. (Ed.). *1997 IUCN Red List of Threatened Plants*. Gland: IUCN, 1998.

Wilson, E. O. *Diversidade da vida*. São Paulo: Companhia das Letras, 1994.

Windisch, P.G. "Fern conservation in Brazil". The Fern Gazette, 2002, 16, p. 295-300.

Xavier, S. R. S. et al. "Pteridófitas ameaçadas de extinção na Caatinga". *Anais do VI Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação*. Curitiba: PRO UC, 2009.

Young K. R. e León, B. "Pteridophyte species diversity in the central Peruvian Amazon: importance of edaphic specialization". *Brittonia*, 1989, 41 (4), p. 388-395.

Fonte: M. Guerra Santos.

Capítulo 8
Etnobotânica de samambaias e licófitas: usos e perspectivas de conservação pelo uso

Tiago Montagna
Alexandre Siminski
Márcia Patrícia Hoeltgebaum
Andréa Gabriela Mattos
Maurício Sedrez dos Reis

1. Introdução

As samambaias e licófitas apresentam ampla distribuição em todo o planeta, sendo que a maior diversidade de espécies desses grupos está localizada em zonas tropicais (Moran, 2008; capítulo 6 deste livro). Até o momento são reconhecidas 1401 espécies desses grupos no Brasil, sendo que a maior parte ocorre na Mata Atlântica, na Floresta Amazônica e no Cerrado (Flora e Funga do Brasil, 2023; capítulo 5 deste livro).

Associada a essa abundância e diversidade está o emprego dessas espécies pelos seres humanos, utilizadas especialmente pelo seu potencial ornamental, medicinal e alimentício, além de também serem empregadas em diversificados usos, como fabricação de casas e proteção "espiritual", entre outros (Keller e Prance, 2015; León et al., 2007).

O uso múltiplo dos recursos vegetais autóctones gera diferentes impactos, tanto para os grupos humanos quanto para as populações e os ecossistemas explorados. De modo geral, ainda são poucos os estudos etnobotânicos que trazem

uma abordagem integrando uso, práticas de manejo e os impactos desses para as populações naturais de samambaias e licófitas.

Este capítulo apresenta estudos que demonstram a importância, a relação e o uso de samambaias e licófitas, especialmente pelos povos nativos e comunidades tradicionais, em diferentes momentos da história até os dias atuais. Também evidencia espécies que se destacam pela sua importância econômica e potencial de uso. Além disso, faz referência de como o uso sustentável pode contribuir para a conservação das populações vegetais utilizadas e seus ecossistemas.

2. Etnobotânica

2.1. Uso medicinal

O uso das samambaias e das licófitas por suas propriedades medicinais é muito antigo e pode ser encontrado em registros desde 2.389-2.304 A.P., nos livros do botânico grego Theophrastus. Dioscorides (cerca de 1.967 A.P.), considerado um dos mais notáveis médicos da antiguidade, também destacou o valor medicinal das samambaias em sua obra *De materia medica*, inclusive das espécies *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Dennstaedtiaceae) e *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott (Dryopteridaceae), ainda amplamente utilizadas (Banerjee e Sen, 1980).

Embora o valor das samambaias e licófitas medicinais seja reconhecido pelo ser humano há mais de 2.000 anos, quando comparadas às angiospermas, há poucas informações na literatura a respeito do uso (Teixeira et al., 2015), assim como ainda são incipientes as pesquisas sobre as atividades e das aplicações quimioterápicas desse grupo (Banerjee e Sem, 1980; Santos et al., 2010). Os levantamentos etnobotânicos e etnofarmacológicos realizados com povos indígenas, populações tradicionais e comunidades rurais no Brasil apresentam uma vasta lista de plantas, mas os usos associados a pteridófitas são restritos (vide Borges e Peixoto, 2009; Bueno et al., 2005; Damasceno et al., 2020; Fernandes e Boff, 2017; Morais et al., 2005; Sátiro et al., 2019).

Três fatores que fazem com que samambaias e licófitas sejam pouco mencionadas em levantamentos etnobotânicos, conforme Reinaldo et al. (2015): a) metodologias de pesquisa inadequadas; b) percepção de que espécies desses grupos tenham baixa eficácia medicinal; e c) o fato de que samambaias e licófitas são representadas de acordo com o tamanho de suas famílias, em geral, menores que famílias de angiospermas.

Algumas das doenças contra as quais as samambaias e licófitas apresentam propriedades curativas são causadas por bactérias, vírus, protozoários e helmintos (Banerjee e Sem, 1980). Das espécies que ocorrem no Brasil, os estudos têm mostrado que várias delas apresentam atividade antibiótica, antioxidante, analgésica, antinociceptiva, anti-inflamatória, diurética, sedativa e até mesmo anticonvulsivante (Barros e Andrade, 1997; Morais-Braga et al., 2012; Santos et al., 2010; Suffredini et al., 2008; capítulo 11 deste livro).

No Brasil, trabalhos como os de Barros e Andrade (1997) revelam um número considerável de espécies desse grupo utilizadas na medicina popular, algumas delas, os estudos fitoquímicos realizados suportam e comprovam relatos oriundos do uso tradicional (Santos et al., 2010; capítulo 11 deste livro). Benko-Iseppon e Crovella (2010), em uma revisão etnobotânica sobre plantas nativas brasileiras utilizadas por suas propriedades anti-infecciosas ou antissépticas na medicina tradicional, identificaram 26 espécies de pteridófitas, distribuídas em 12 famílias. Na sequência, são destacadas algumas dessas espécies por sua importância e amplitude de uso em diferentes regiões do Brasil, especialmente aquelas empregadas tradicionalmente pelas populações nativas ou comunidades locais.

As espécies de *Pteridium* (Dennstaedtiaceae), também conhecidas como samambaia-das-taperas, samambaia-das-roças, ocorrem na maioria das regiões fitogeográficas do Brasil, desenvolvendo-se em áreas abertas e perturbadas, inclusive nas bordas de florestas, formando grandes populações (Schwartsburd e Pena, 2023). A infusão das folhas (ou compressas a partir dessa infusão) é indicada como antirreumática, e os báculos são comumente utilizados como expectorante (Santos e Sylvestre, 2006) e contra tosse (Messias et al., 2015). Além disso, o extrato também apresenta potencial no tratamento da malária (Panneerselvam et al., 2016; Nwiloh et al., 2020). A comercialização de folhas já foi registrada em feiras livres, que indicam tanto o uso tópico quanto a ingestão de chás (Stalcup, 2000). Entretanto, devido aos constituintes químicos, o uso medicinal é controverso, uma vez que seu emprego nas práticas da medicina popular pode submeter seus usuários a graves riscos de intoxicação e até mesmo o desenvolvimento de câncer (Hojo-Souza et al., 2010; capítulo 11 deste livro).

Espécies do gênero *Equisetum* (Equisetaceae) são conhecidas popularmente como cavalinhas. Entre aquelas utilizadas como medicinais, podemos citar *Equisetum hyemale* L., *E. pyramidale* Goldm., *E. palustre* L. e *E. giganteum* L., que ocorrem nas Américas Central e do Sul, assim como *E. arvense* L., originária da Europa, todas cultivadas e utilizadas na medicina tradicional em diversas regiões do país (Bertarello e Bosio, 2011; Falkenberg, 2011; Mello e Budel, 2013). As espécies de *Equisetum* são

usadas popularmente como diuréticas, digestivas, antianêmicas e anti-inflamatórias (Dantas et al., 2008; Falkenberg, 2011; Mello e Budel, 2013). No Brasil, *E. arvense*, apesar de não ser nativa, foi incluída na Relação Nacional de Plantas Medicinais de Interesse ao Sistema Único de Saúde – RENISUS (Ministério da Saúde, 2009).

Equisetum giganteum ocorre espontaneamente em áreas brejosas no Brasil. Essa espécie é amplamente utilizada na medicina caseira em praticamente todo o país, especialmente nas regiões Sul e Sudeste (Lorenzi e Matos, 2008). As hastes são utilizadas em forma de chá como diuréticas, cicatrizantes, adstringentes, anti-inflamatórias, e empregadas para tratamentos de infecções nos rins e na bexiga (Falkenberg, 2011). Tinturas também são utilizadas externamente para tratar fraturas ósseas (Mors et al., 2000). Estudos demonstram que, devido à grande quantidade de sílica presente em seus tecidos, ela apresenta toxicidade para o gado, podendo causar diarreias sanguinolentas, fraqueza no animal e aborto (Lorenzi e Matos, 2008). Essa toxicidade é atribuída à enzima tiaminase, que acelera a destruição da tiamina ou vitamina B1 (Gupta, 1995). Tais fatores reforçam a necessidade de estudos que visem a validar seu uso como seguro e eficaz, haja vista seu amplo emprego na medicina popular.

Phlebodium decumanum (Willd.) J.Sm. (Polypodiaceae) é uma espécie de hábito epifítico encontrada nos domínios da Mata Atlântica, Amazônia, Cerrado e Pantanal (Lorenzi e Matos, 2008; Labiak e Sundue, 2023; Prado et al., 2015). É conhecida popularmente como cipó-cabeludo, samambaia-do-amazonas, entre outros. Seus rizomas e raízes são utilizados na medicina caseira em diversas regiões do país (Lorenzi e Matos, 2008; Santos e Barros, 2017). É considerada como antirreumática, sudorífera e expectorante. Também seu rizoma é empregado contra problemas do sistema respiratório, assim como para reumatismos e problemas da pele, como dermatites e psoríases (Mors et al., 2000). Os Yanomami utilizam a espécie para tratar de tosses e congestionamento nasal, por meio da infusão de folhas derramadas sobre a cabeça e o corpo (Milliken e Albert, 1996). O rizoma macerado é usado para tratar a febre, enquanto as raízes utilizadas em forma de chá são aplicadas tanto para tosse quanto para indisposições renais (Coimbra, 1994; Santos e Barros, 2017).

Microgramma vacciniifolia (Langsd. & Fisch.) Copel., da família Polypodiaceae, é uma epífita reptante de distribuição neotropical. Conhecida popularmente como erva-silvina, cipó-peludo, estanca-sangue (Corrêa, 1984; Santos e Sylvestre, 2006; Sehnem, 1978), é utilizada como adstringente e recomendada contra hemorragias nasais, expectorações sanguinolentas provenientes de tuberculose e diarreias (Braga, 1976; Corrêa, 1984; Cruz, 1965; Penna, 1946). Também é empregada para o tratamento de cólicas intestinais, hidropisia (Barros e Andrade,

1997), para dores na coluna, como diurética, dores de cabeça, infecções e úlcera, e ainda para abrir o apetite (Souza, 2007). Segundo Santos e Sylvestre (2000), a espécie faz parte da composição química de um xarope comercializado em farmácias, indicado para o tratamento de doenças respiratórias. Outras espécies do gênero, como *M. squamulosa* (Kaulf.) de la Sota, são popularmente utilizadas para o tratamento de úlceras e têm sua atividade confirmada por estudos farmacológicos (Suffredini et al., 2008). Os Guarani utilizam essa espécie em infusão para limpar o organismo da mulher após o parto (Lindenmaier, 2008). Já *M. lycopodioides* (L.) Copel. é empregada como sudorífera e adstringente (Barros e Andrade, 1997).

Dentre as espécies arbóreas, *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae) também se destaca pelo uso das suas propriedades medicinais. A espécie é uma samambaia arborescente, também conhecida como xaxim, xaxim-bugio ou xaxim-verdadeiro (Sehnem, 1978; Tryon e Tryon, 1982), que compõem o estrato arbustivo da Floresta Ombrófila Mista, crescendo em condições de subdossel e locais úmidos (Mantovani, 2004; Sehnem, 1978). O uso farmacêutico se dá por meio de xarope, cápsulas, elixir e chá, produzidos artesanalmente (Mielke, 2002). Como planta medicinal, tem sido tradicionalmente utilizada para combater uma série de enfermidades distintas, como asma, aftas, sarnas, doenças parasitárias, como verminoses (Marquesini, 1995; Saito et al., 1997), e ainda como homeostática (Corrêa, 1984; Reitz, 1965). Agricultores e pecuaristas da Serra Catarinense utilizam também o miolo do xaxim para tratar reumatismo (Amorim e Boff, 2009). As folhas possuem ação anti-inflamatória comprovada e outras propriedades que possibilitam tratamento para várias doenças do sistema respiratório (Ferreira, 2005). Avaliações clínicas demonstraram a eficácia em casos de asma e em problemas cardiovasculares (Rattmann et al., 2009). Para essa espécie, o Brasil detém a patente de invenção e aplicação de produtos medicamentosos (depositada sob o número 0506046-0) a partir de extratos, cujas atividades são antioxidantes e anticancerígenas (Martins-Ramos et al., 2010).

2.2. Uso alimentar

Certamente, a alimentação não é a principal forma de utilização desse grupo, pois as samambaias não possuem, visualmente, um atrativo forte para ingestão (Witham, 1972). Geralmente são duras, muitas vezes, pilosas com folhas pouco suculentas e com sua parte subterrânea fibrosa oca e escamosa (Zuquim et al., 2008).

Ainda assim, as samambaias são usadas como alimento em todo o mundo. Seus rizomas e folhas são uma importante fonte de alimento para os nativos ame-

ricanos no oeste da América do Norte (Turner et al., 1992), na Índia (Pandy e Pangtey, 1987), na China (Liu et al., 2012) e na Argentina (Keller et al., 2011).

Entre as espécies utilizadas para alimentação, *Pteridium* spp. é a mais importante (Lorenzi e Matos, 2008), pois possui uma distribuição mundial (Vetter, 2009) com cultivo e comércio conhecido (Liu et al., 2012). No Brasil, a espécie tem grande importância, especialmente para o estado de Minas Gerais, onde é usada na alimentação humana (Zuquim et al., 2008), e para a região Sul, onde está associada com invasão de pastagens e com alimentação e intoxicação de bovinos (Anjos et al., 2008; Marçal et al., 2002).

O uso alimentício de *Pteridium* spp. é controverso, pois apesar de ser utilizada como medicinal e comestível (Teixeira et al., 2015), todas as partes da planta contêm princípios tóxicos na forma ativa, cujas concentrações variam com a idade e o órgão da planta (Cruz e Bracarense, 2004; capítulo 11 deste livro), sendo o broto a porção mais tóxica e o rizoma a parte que possui maior atividade carcinogênica (Marçal, 2003).

No Brasil, alguns restaurantes oferecem báculos ou brotos dessa espécie. Para o preparo, no entanto, as cozinheiras costumam realizar as "sete fervuras" para que o princípio ativo contido nas folhas seja diluído (Windisch, 1992). Na região de Ouro Preto – MG, onde há maior consumo dessa espécie, Marliére et al. (2000) encontraram uma relação positiva entre câncer de trato gastrointestinal superior (esôfago e estômago) com pessoas que possuem hábito de ingerir a planta. Potter e Baird (2000) também encontraram resultados semelhantes no Japão, onde a espécie apresenta uma grande comercialização.

Além de *Pteridium* spp., estudos que demonstram a exploração de samambaias e licófitas como alimento por populações locais são poucos. May (1978) e Leon et al. (2007) citam samambaias arbóreas exploradas na alimentação, especialmente as do gênero *Cyathea* em diferentes locais do mundo. A parte central do rizoma e do tronco de *Cyathea australis* Domin (Austrália), *C. borbonica* Desv. (Madagascar), *C. contaminans* (Wall. ex Hook.) Copel. (Nova Guine e Filipinas), *C. dealbata* Sw. (Forst.) Sw., *C. medullaris* Sw. (Nova Zelândia), *C. spinulosa* Wall. ex Hook. (India) e *C. viellardii* Mett. (Nova Caledônia) são usados na forma de farinha, como fonte de amido. No Brasil, o cáudice de *Dicksonia sellowiana* também tem uso similar e é utilizado para fazer biscoitos (Mielke, 2002).

Outra espécie utilizada para fins alimentícios é *Pecluma pectinatiformis* (Lindm.) M.G. Price (Polypodiaceae), conhecida como samambaia-doce. Suas folhas são usadas como adoçante, principalmente no Rio Grande do Sul (Kinupp e

Barros, 2004). Essa espécie é conhecida pelo sabor doce de suas folhas, sendo consumida crua (Keller et al., 2011), ou triturada para misturar à erva-mate (Kinnup et al., 2004). Os estudos dos extratos etanólicos indicaram a presença de flavonoides e saponinas, forte ação bactericida, sendo isolado um tipo de sacarose (Kinupp e Barros, 2004). Essa espécie ocorre naturalmente na América do Sul. No Brasil, é encontrada nas regiões Sudeste e Sul (Assis e Salino, 2023). *Polypodium vulgare* L. (Polypodiaceae) também é conhecida por sua doçura e possui pequenas quantidades de ostadina – uma saponina 3000 vezes mais doce que a sacarose – sendo utilizada para saborizar tabaco (Keller e Prance, 2015).

2.3. Uso ornamental

Samambaias e licófitas apresentam relevante importância ornamental, tal potencial se deve a atributos como uma elevada diversidade de espécies, variações morfológicas e ampla distribuição em diferentes tipos de ambientes, incluindo espécies terrestres, epífitas, hemiepífitas, rupícolas e aquáticas (Abraham et al., 2012; Santos-Silva et al., 2020). Segundo Pereira (2003), as espécies mais utilizadas para esse fim são as do gênero *Adiantum, Adiantopsis, Blechnum, Platycerium, Polypodium, Polystichum, Pteridium, Pteris* e *Nephrolepsis*.

O potencial desse grupo, além do valor estético de suas estruturas, está na plasticidade adaptativa, apresentando características adequadas para uso ornamental e paisagístico (Santos-Silva et al., 2020). Um grande grupo de espécies, por exemplo, cresce no interior das florestas, locais onde a luminosidade é baixa e indireta, o que favorece o seu uso como ornamental em interiores.

O uso ornamental para samambaias é apontado em diferentes estudos como o mais explorado economicamente (May, 1978; Santiago et al., 2014; Teixeira, 2015). Parte dessa importância é mencionada em estudos de levantamentos florísticos e de potencial de uso (vide Macedo e Nonato, 2009; Marques e Hanazaki, 2016; Santos e Sylvestre, 2006; Teixeira et al., 2015).

Poucos trabalhos, no entanto, abordaram a respeito de ações extrativistas e dos impactos sobre as populações das espécies exploradas para fins ornamentais. Apesar da importância que o extrativismo representa para muitas comunidades locais, tal processo pode se tornar predatório por conta da pressão econômica ou por falta de metodologias adequadas de coleta.

O xaxim, por exemplo, é uma das espécies que também é cultivada como planta ornamental devido à beleza de sua folhagem (Lorenzi e Souza, 1999). Mas

a exploração indiscriminada, especialmente do tronco para plantio de epífitas, foi um dos motivos que contribuiu para a inserção da espécie na lista de espécies da flora ameaçadas de extinção (Gomes et al., 2006). Em 2001, pela Resolução 278, de 24 de maio de 2001, do CONAMA, tornou-se expressamente proibida sua extração e exploração comercial em todo o território nacional (Reis et al., 2002).

Uma das espécies de relevância ornamental e de amplo uso é a *Rumohra adiantiformis* (G.Forst.) Ching (Dryopteridaceae), conhecida popularmente como samambaia-preta, que tem suas folhas amplamente utilizadas para compor arranjos florais em todo o mundo (Milton e Moll, 1988). Essa espécie destaca-se dentre as outras por sua importância econômica e social (Baudalf e Reis, 2010; Coelho-de-Souza et al., 2008; Marques e Hanazaki, 2016). Para essa espécie, estudos etnobotânicos, ecológicos e genéticos demonstram que as práticas de manejo empregadas para a sua exploração em ambientes naturais não têm provocado significativas alterações na estrutura de suas populações, conforme é apresentado no item de "perspectiva de conservação pelo uso".

2.4. Outros usos

Há cerca de 335 milhões de anos, durante o período Carbonífero, as florestas pantanosas eram dominadas por grandes samambaias arbóreas da ordem Lepidodendrales, que se desenvolviam por toda a região do cinturão tropical (Raven et al., 2001). À medida que restos de folhas, caules e esporos eram soterrados sob os sedimentos brejosos daqueles pântanos, comprimiam-se em estratos ricos em carbono e repletos de energia. Apesar de extintas há milhares de anos, os restos soterrados e carbonizados das Lepidodendrales constituem um dos principais elementos das jazidas de carvão do período carbonífero (Pereira, 2003; Taylor et al., 2009). Esse carvão é aproveitado há milhares de anos. Segundo Laws (2013), tribos celtas da Idade do Bronze já se utilizavam desse material para acender suas piras funerárias, embora a mineração não tenha atingido proporções significativas até os tempos romanos. Tal recurso participa ainda hoje da matriz energética de grandes potências mundiais (Laws, 2013).

As samambaias arbóreas tiveram também importante papel no contexto cultural e espiritual de diversos povos indígenas. Para o povo Maori, as pteridófitas representam uma poderosa imagem, com significado espiritual e cosmológico, pois simbolizam nova vida e reencarnação (Balick e Cox, 1996). Segundo os autores,

os Maoris comumente entalhavam espirais de folhas jovens de *Cyathea dealbata* (Cyatheaceae) em urnas funerárias feitas de madeira.

Os cáudices das samambaias arbóreas, cobertos por um manto de raízes densas e fibrosas, têm sido usados para várias finalidades (Moran, 2004). Há relatos muito interessantes quanto a esses usos por povos indígenas para confecção artesanal de vasos e estátuas. Na Ilha de Vanuatu, a nordeste da Nova Caledônia, os troncos eram esculpidos na forma de imagens humanas, cobertos com argila e pintados com cores extraídas de extratos minerais ou vegetais. As estátuas eram utilizadas para rituais que acompanham a elevação dos homens nos níveis sociais e religiosos. Para cada nível, era esculpida uma figura no tronco da samambaia que seria utilizada na cerimônia e depois abandonada para, lentamente, decompor-se no terreno cerimonial (Moran, 2004).

Na Amazônia, folhas de *Schizaea flabellum* Mart. (Schizaeaceae) eram trocadas como um símbolo de paz após guerras entre tribos (Windish, 2002). As samambaias também são utilizadas em rituais místicos e religiosos, prática comum de povos tradicionais amazônicos (Teixeira et al., 2015). *Trichomanes vittaria* DC. ex Poir. (Hymenophyllaceae) e *Selaginella amazonica* Spring (Selaginellaceae) são dois exemplos de pteridófitas utilizadas em banhos para acalmar e atrair felicidade (Silva e Andrade, 2002). Algumas espécies, como as do gênero *Lygodium*, são conhecidas popularmente como "abre-caminho", nome originário do seu emprego em rituais místicos (Albuquerque et al., 1997). A espécie *Microgramma vaccinifolia*, conhecida popularmente como avenca-mirim, é tida como mística e utilizada em banhos pelos Xucuru (Silva e Andrade, 2002). Na Europa existem lendas que falam do poder mágico dos esporos de *Dryopteris filix-mas*, considerado como principal ingrediente de poções de amor (May, 1978).

No âmbito da Mata Atlântica, segundo Santos (1973), os nativos utilizavam samambaias para diversos fins, variando desde a preparação do local de parto (numa cama de folhas) até a decoração de túmulos. O mesmo autor relatou outros usos práticos a partir das folhas e troncos de xaxim pelo povo Xokleng no sul do Brasil. Folhas de *Dicksonia sellowiana* eram utilizadas para forrar balaios com pinhões que eram conservados mergulhados em pequenos córregos por até três meses. Além disso, costumavam fazer uma bebida fermentada, preparada em ocasiões especiais, com base em mel, água e tronco de xaxim. Os Guarani utilizam *D. sellowiana* para construção de casas, nas quais os troncos eram usados como elemento de sustentação e vedação, ao invés das paredes de barro; também as fibras de samambaias eram empregadas para fazer cintos de suspensão peniana pelos

homens nesse grupo étnico (Prudente, 2007). Folhas de samambaias também eram utilizadas pelos homens Matis, da bacia do Javari, que se paramentavam em determinados rituais com máscaras de cerâmica, lama e folhas de samambaias (Melatti, 1993).

Em termos de uso histórico, certamente, *D. sellowiana* destaca-se pela sua diversidade de aplicações. Em Santa Catarina, relatos encontrados em Chitolina (2014) demonstram que o xaxim era amplamente utilizado como elemento estrutural para a construção de bueiros e valas de drenagem. Devido às características do cáudice, os moradores afirmavam que a espécie funcionava "como uma estopa": ao mesmo tempo que a água era absorvida, também era drenada. Além disso, também a utilizavam nas canchas de bocha para evitar o barulho excessivo provocado pela colisão da bola contra as paredes. Outros usos comuns resgatados pela autora se referem à construção de cercas e muros, bem como para a fabricação de vasos para orquídeas e samambaias. A exploração indiscriminada, no entanto, resultou na inclusão da espécie na lista brasileira de espécies da flora ameaçadas de extinção, como já mencionado.

Outros usos importantes também são apontados na literatura para as samambaias. Segundo Zuquim et al. (2008), populações tradicionais dos trópicos também utilizam samambaias para produção de tintas, fibras, temperos e até mesmo como desodorante, produzido a partir de folhas esmagadas de *Saccoloma*. De acordo com Joyce (1990), a planta aquática *Salvinia auriculata* Aublet (Salviniaceae), utilizada comumente em lagos e aquário, serve como biofertilizante e cobertura vegetal na horta e no pomar, e é capaz de remover e acumular metais pesados. Gonçalves et al. (2015) também demonstraram a eficiência da espécie para remoção de agentes poluentes em águas de efluentes industriais.

2.5. Perspectiva de conservação pelo uso

A biodiversidade do Brasil vem sendo amplamente utilizada há séculos, mesmo antes da chegada dos conquistadores europeus (Clement, 1999; Dean, 1996; Simões, 2002). A utilização dos múltiplos recursos provenientes dessa biodiversidade também exerce grande importância na economia (Diegues, 2002), especialmente para comunidades locais e povos tradicionais, onde a principal forma de obtenção dos recursos se dá por meio do extrativismo (Homma, 2010). Entretanto, quando esse processo é realizado de maneira não orientada, uma série

de impactos negativos pode ser desencadeada e provocar alterações na estrutura demográfica e genética das espécies exploradas (Ticktin, 2004).

Por outro lado, estudos mostram que a ação humana pode influenciar positivamente o ambiente onde estão inseridas (Ballé, 2008; Junqueira et al., 2010; Reis et al., 2014; 2018) e que as populações locais são incentivadas a conservar a biodiversidade quando seus meios de subsistência dependem de produtos e valores produzidos a partir desta, tornando-se atores sociais responsáveis pela conservação do ambiente natural no qual estão inseridas (Berkes e Davidson-Hunt, 2006; Marques et al., 2019; Pereira e Diegues, 2010).

Exemplos de manejo tradicional nos quais a cobertura vegetal nativa vem sendo conservada, por meio do favorecimento e do uso de espécies nativas de interesse, podem ser encontrados em Assis et al. (2010), Baldauf et al. (2007), Coelho-de-Souza et al. (2008), Magnanti et al. (2017), Marques et al. (2014; 2019), Reis et al. (2014; 2018), Sosinski et al. (2019) e Sühs et al. (2018). Esses estudos destacam o potencial da estratégia de "conservação pelo uso", na qual a população humana percebe o valor dos recursos e os favorece intencionalmente na paisagem, por meio de práticas de plantio, proteção, transplante ou seleção.

Dentre as samambaias, *Rumohra adiantiformis* destaca-se pelo seu potencial de utilização e conservação. No Brasil, as folhas comercializadas dessa espécie são obtidas por extrativismo em áreas de Mata Atlântica no Sudeste e no Sul (Conte et al., 2000; Milton e Moll, 1988). A samambaia-preta é um recurso florestal cuja extração apresenta condições de sustentabilidade devido à sua ecologia, à parte utilizada (folhas) e ao ritmo de crescimento acelerado de reposição destas (ANAMA, 2003; Baudalf e Reis, 2010; Coelho-de-Souza et al., 2008; Conte et al., 2000; Kageyama e Reis, 2002; Marques e Hanazaki, 2016). Dessa forma, os sistemas extrativistas de samambaia-preta no Brasil podem auxiliar na manutenção desses habitats, contribuindo para a conservação da Mata Atlântica. Além disso, a espécie apresenta propagação clonal e dispersão pelo vento. Também apresenta uma grande plasticidade ecológica, sendo de comum ocorrência em diferentes habitats, como restingas, rochedos, capoeiras e florestas (ANAMA, 2003).

Na região da Encosta Atlântica, no Rio Grande do Sul, o extrativismo dessa espécie é realizado por agricultores familiares e envolve uma significativa parcela da população rural, com expressiva contribuição econômica da atividade para essas famílias (Ribas et al., 2008). Um estudo sobre as características das populações envolvidas, da estrutura das paisagens e da manutenção dessas foi realizado por Baldauf e Reis (2010), os quais verificaram que a extração da samambaia é a principal

atividade para as famílias da região. Os extrativistas consideram a ocorrência da samambaia-preta restrita aos estágios iniciais de regeneração, vindo a desaparecer com a sucessão da floresta em capoeirão. Ainda assim, não foi encontrada nesse estudo ação antrópica para cessar essa sucessão. Os resultados encontrados mostram que os sistemas de manejo estudados não afetam negativamente a estrutura demográfica e genética da espécie. Esses estudos, e outros de cunho etnobotânico, deram suporte para a elaboração coletiva de proposta para a regulamentação/legalização do extrativismo de samambaia-preta no Rio Grande do Sul, auxiliando, assim, a construção de políticas públicas para a atividade.

Estudos também têm demonstrado que a pesquisa participativa com ênfase no estabelecimento de limites de extração pode ajudar a assegurar a conservação dessas espécies e a integridade dos ecossistemas onde ocorrem (Baldauf et al., 2007; Coelho de Souza et al., 2008; Marques e Hanazaki, 2016). Ao mesmo tempo, a participação nos projetos também capacita os extratores a aceitarem a validade dos limites de extração determinados pelos estudos (Baldauf et al., 2007; Coelho de Souza et al., 2008; Ticktin, 2004).

Dicksonia sellowiana é outra espécie que apresenta importante potencial de uso e conservação. Conforme demonstrado no tópico sobre etnobotânica, o xaxim foi utilizado de diversas maneiras. Para além de todos os usos relatados, um recente estudo demonstra que *D. sellowiana* apresenta potencial como inseticida, assim como outra samambaia *Nephrolepis cordifolia* (L.) C.Presl (Nephrolepidaceae) (Souza et al., 2020), além de também apresentar potencial para uso ornamental (Justen et al., 2012). Ademais, *D. sellowiana* é a espécie mais abundante do estrato arbóreo-arbustivo da Floresta Ombrófila Mista de Santa Catarina (Schorn et al., 2012). Os vários usos relatados para o xaxim, históricos e potenciais, somados ao fato de que a espécie ainda é abundante, demonstram o potencial econômico, de utilização e de conservação que ela representa.

Há, contudo, a necessidade de que sejam direcionados estudos e recursos para o desenvolvimento de práticas sustentáveis de manejo da espécie, a exemplo do que ocorreu com a samambaia-preta. Casas et al. (2007), estudando populações indígenas ao redor do mundo, mostraram que a manutenção da biodiversidade é influenciada por um processo cultural humano e que, consequentemente, o entendimento das tecnologias e formas de manejo das populações naturais pelas comunidades pode contribuir significativamente para o desenvolvimento de estratégias de conservação.

Dessa forma, é imprescindível um olhar de relação entre o ser humano e as espécies utilizadas por eles, pois essa relação se alterna entre dominar e proteger, modificando as paisagens e as populações das espécies (Dean, 1996; Diamond, 2006). Assim, a identidade de uma população/comunidade humana pode ser associada à vegetação local, pois a relação com o meio reflete o seu modo de viver e pensar (Medeiros et al., 2004), em que algumas espécies se tornam mais valorizadas, o que, por sua vez, pode contribuir para a manutenção da própria espécie e dos ecossistemas associados (Assis et al., 2010; Baldauf e Reis, 2010; Magnanti et al., 2017; Reis et al., 2014; 2018; Sosinski et al., 2019; Sühs et al., 2018).

Esse potencial de conservação, por meio do uso, está presente em muitas espécies em que o conhecimento ecológico local associado a valores culturais, acordos sociais e potencial econômico levam a uma estratégia de uso do recurso que favorece a manutenção das populações da espécie, bem como das comunidades vegetais e humanas locais. No caso das samambaias e licófitas no Brasil, o exemplo da samambaia-preta, mencionado anteriormente, reforça essa potencialidade.

Referências

Abraham, S. et al. "Potential ornamental Ferns from Nilgiris, Tamil Nadu". *Advances in Applied Science Research*, 2012, 3 (4), p. 2388-2391.

Albuquerque, U. P. et al. "Pteridófitas utilizadas nos culto Afro-Brasileiros em Recife-PE". *Biologica Brasilica*, 1997, 7(1/2), p. 23-31.

Amorim, C. C. e Boff, P. "Etnobotânica da 'Medicina Campeira' na Região da Coxilha Rica, SC". *Revista Brasileira de Agroecologia*, 2009, 4(2), p. 1596-1599.

ANAMA/PGDR-UFRGS. *Avaliação etnobiológica e socioeconômica da samambaia-preta (Rumohra adiantiformis (G.Forst.) Ching) na região da Encosta Atlântica do estado do Rio Grande do Sul* (Relatório de Pesquisa) Porto Alegre: RS-Rural, 2003.

Anjos, B. L. et al. "Intoxicação aguda por *Pteridium aquilinum* em bovinos na Região Central do Rio Grande do Sul". *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 2008, 28, p. 501-507.

Assis, A. L. et al. "Espécie-chave cultural: indicadores e aplicabilidade em etnoecologia". In Alves, A. G. C. et al. (Eds.). *Etnoecologia em perspectiva: natureza, cultura e conservação*. Recife: NUPPEA, 2010, p. 145-153.

Assis, F. C. e Salino, A. "Pecluma". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91695>. Acesso em: 10 mar. 2023.

Baldauf, C. e Reis, M. S. "Effects of harvesting on population structure of leatherleaf fern (*Rumohra adiantiformis* (G. Forst.) Ching) in Brazilian Atlantic Rainforest". *American Fern Journal*, 2010, 100 (3), p. 148-158.

Baldauf, C. et al. "Caracterização etnobotânica dos sistemas de manejo de samambaia-preta (*Rumohra adiantiformis* (G. Forst) Ching – Dryopteridaceae) utilizados no sul do Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2007, 21(4), p. 823-834.

Balée, W. "Sobre a indigeneidade das paisagens". *Revista de Arqueologia*, 2008, 21 (2), p. 09-23.

Balick, M. J. e Cox, P. *Plants, People, and Culture: The Science of Ethnobotany*. New York: Scientific American Library, 1996.

Banerjee, R. D. e Sen, S. P. "Antibiotic activity of Pteridophytes". *Economic Botany*, 1980, 34 (3), p. 284-298.

Barros, I. C. L. e Andrade, L. H. C. *Pteridófitas medicinais (samambaias, avencas e plantas afins)*. Recife: Editora Universitária da Universidade Federal de Pernambuco, 1997.

Benko-Iseppon, A. M. e Crovella, S. "Ethnobotanical bioprospection of candidates for potential antimicrobial drugs from Brazilian plants: state of art and perspectives". *Current Protein and Peptide Science*, 2010, 11, p. 189-194.

Berkes, F. e Davidson-Hunt, I. J. "Biodiversity, traditional management systems, and cultural landscapes: examples from the boreal forest of Canada". *International Social Science Journal*, 2006, 58 (187), p. 35-47.

Bertarello, Z. A. L. e Bosio, F. "O uso de plantas medicinais em uma comunidade rural de Mata Atlântica – Nova Rússia, SC". *Neotropical Biology and Conservation*, 2011, 6 (1), p. 55-63.

Borges, R. e Peixoto, A. L. "Conhecimento e uso de plantas em uma comunidade caiçara do litoral sul do estado do Rio de Janeiro, Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2009, 23 (3), p. 769-779.

Braga, R. *Plantas do Nordeste, especialmente do Ceará*. Mossoró: Escola Superior de Agricultura, 1976.

Bueno, N. R. et al. "Medicinal plants used by the Kaiowá and Guarani indigenous populations in the Caarapó Reserve, Mato Grosso do Sul, Brazil". *Acta Botanica Brasilica*, 2005, 19 (1), p. 39-44.

Casas, A. et al. "In situ management and domestication of plants in Mesoamerica". *Annals of Botany*, 2007, 100 (5), p. 1101–1115.

Chitolina, V. *Samambaiaçu: uma planta milenar em extinção*. Xanxerê: News Print, 2014.

Clement, C. R. "1492 and the loss of amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline". *Economic Botany*, 1999, 53, p. 188–202.

Coelho-De-Souza, G. et al. (Org.). 2008. *Extrativismo de samambaia-preta no Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: Editora da UFRGS. 264p.

Coimbra, R. *Manual de Fitoterapia*. 2. ed. Belém: Editora Cejup, 1994.

Conte, R. et al. "Estudo de parâmetros técnicos para o manejo sustentado da samambaia silvestre (*Rumohra adiantiformis*)". In Diegues, A. C. e Viana, V. M. (Orgs.). *Comunidades tradicionais e manejo de recursos naturais da Mata Atlântica*. São Paulo: NUPAUB/ESALQ, 2000, p. 29-41.

Corrêa, M. P. *Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas*. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, 1984.

Cruz, G. D. e Bracarense, A. P. F. R. L. "Toxicidade da samambaia (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) para a saúde animal e humana". *Semina: Ciências Agrárias*, 2004, 25 (3), p. 249-258.

Cruz, G. L. *Livro verde das plantas medicinais e industriais do Brasil*. Belo Horizonte: Oficinas Gráficas de Velloso, 1965.

Damasceno, C. M. D. et al. "Estudo etnobotânico de plantas medicinais utilizadas no Recanto Madre Paulina em Petrolina/PE". *Brazilian Journal of Health Review*, 2020, 3, p. 6755-6778.

Danta, S V. S. et al. "Análise das garrafadas indicadas pelos raizeiros na cidade de Campina Grande – PB". *Revista de Biologia e Farmácia*, 2008, 3 (1), p. 7-12.

Dean, W. *A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica Brasileira*. São Paulo: Companhia das Letras, 1996.

Diamond, J. M. *Armas, germes e aço: o destino das sociedades humanas*. 8. ed. Rio de Janeiro: Record, 2006.

Diegues. A. C. "Aspectos sociais e culturais do uso dos recursos florestais da Mata Atlântica". In Simões, L. L e Lino, C. F (Orgs.). *Sustentável Mata Atlântica – A exploração de seus recursos florestais*. São Paulo: Editora Senac, 2002, p. 135-158.

Falkenberg, M. B. "*Equisetum giganteum*". In Coradin, L. et al. (Eds.). *Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial. Plantas para o futuro – Região Sul*. Brasília: MMA, 2011, p. 615-618.

Fernandes, P. e Boff, P. "Medicinal plants in the family farms of rural areas in southern Brazil: ecological and ethnobotanical aspects". *Boletin Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromaticas*, 2017, 16, p. 493-505.

Ferreira, E. "Processo de obtenção e aplicação de extrato de *Dicksonia sellowiana* – Xaxim". BR. Patente PI0506046-0 A, 2005.

Gomes, G. S. et al. "Variability in the germination of spores among and within natural populations of the endangered tree fern *Dicksonia sellowiana* Hook. (Xaxim)". *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49, 2006, p. 1-10.

Gonçalves, P. S. et al. "Efficiency of the aquatic macrophyte *Salvinia auriculata* in purification of urban effluents, validated by allium test (*Allium cepa* L.). *Revista Teccen*, 2015, 08 (2), p. 29-35.

Gupta, M. P. *270 Plantas medicinales iberoamericanas*. Bogotá: Cyted-Secab, 1995.

Hojo-Souza, N. S. et al. "*Pteridium aquilinum*: O que sabemos e o que ainda falta saber". *Bioscience Journal*, 2010, 26 (5), p. 798-808.

Homma, A. K. O. "Extrativismo, manejo e conservação dos recursos naturais na Amazônia". In May, P. H. (Ed.). *Economia do meio ambiente: teoria e prática*. 2. ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2010, p. 353-74.

Joyce, J. C. "Practical uses of aquatic weeds". In Pieterse, A. H. e Murphy, K. J. (Ed.). *Aquatic weeds: the ecology and management of nuisance aquatic vegetation*. Oxford: Oxford University Press, 1990, p. 274-291.

Junqueira, A. B. et al. "Secondary forests on anthropogenic soils of the middle Madeira river: valuation, local knowledge, and landscape domestication in Brazilian Amazonia". *Economic Botany*, 2010, 65, p. 85-99.

Justen, J. G. K. et al. "Levantamento Socioambiental". In Vibrans, A. C. (Eds.). *Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina, Vol. I, Diversidade e conservação dos remanescentes florestais*. Blumenau: Edifurb, 2012, p. 243-259.

Kageyama, P. Y e Reis, A. "Resumo do dia de campo sobre samambaia-preta em Maquiné". In *Avaliação etnobiológica e etnoecológica da samambaia-preta Rumohra adiantiformis (G.Forst.) Ching no município de Maquiné, RS* (Relatório Final). Porto Alegre, 2002. 106p.

Keller, H. A et al. "Ethnopteridology of the Guaranis of Misiones Province, Argentina". *American Fern Journal*, 2011, 101 (3), p. 193-204.

Keller, H. A. e Prance, G. T. "The ethnobotany of ferns and Lycophytes". *Fern Gazette*, 2015, 20 (1), p. 1-13.

Kinupp, V. F. e Barros, I. B. I. "Levantamento de dados e divulgação do potencial das plantas alimentícias alternativas no Brasil". *Horticultura Brasileira*, 2004, 22(2), suplemento CD-ROM.

Labiak, P. H. e Sundue, M. *Phlebodium* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91716>. Acesso em: 10 mar. 2023.

Laws, B. "50 plantas que mudaram o rumo da história". Rio de Janeiro: Sextante, 2013.

León, M. E. M. D. et al. "Usos de los helechos y plantas afines". *Etnobiología*, 2007, 5, p. 117-125.

Lindenmaier, D. S. *Etnobotânica em Comunidades Indígenas Guaranis no Rio Grande do Sul. Universidade de Santa Cruz do Sul. Rio Grande do Sul* (Monografia - Especialização). Universidade de Santa Cruz do Sul, 2008.

Liu, Y. et al. "Food uses of ferns in China: a review". *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 2012, 81, p. 263-270.

Lorenzi, H. e Matos, F. J. A. *Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas*. 2. ed. Nova Odessa: Plantarum, 2008.

Lorenzi, H. e Souza, H. M. *Plantas ornamentais do Brasil: arbustivas, herbáceas e trepadeiras*. 2. ed. Nova Odessa: Plantarum, 1999.

Macedo, T. S. e Nonato, F. R. "Levantamento das pteridófitas ornamentais na cidade de Salvador, Bahia". *Sitientibus: Série Ciências Biológicas*, 2009, 9 (4), p. 255-262.

Magnanti, N. J. et al. "Conservação pelo uso de espécies ameaçadas: manejo da araucária em sistemas agroflorestais agroecológicos (SAFAS)". In Siddique, I. et al. (Orgs.). *Construindo conhecimentos sobre agroflorestas em rede*. 1. ed. Pomerode: Mayer, 2017, p. 1-92.

Mantovani, M. *Caracterização de populações naturais de Xaxim (Dicksonia Sellowiana (Presl.) Hooker), em diferentes condições edafoclimáticas no Estado de Santa Catarina* (Dissertação). UFSC, 2004.

Marçal, W. S. "A intoxicação por samambaia em bovinos criados no estado do Paraná". *Semina: Ciências Agrárias*, 2003, 24, p. 197–208.

Marçal, W. S. et al. "Intoxicação aguda pela samambaia (*Pteridium aquilinum*, L. Kuhn) em bovinos da raça Aberdeen angus". *Archives of Veterinary Science*, 2002, 7, p. 77–81.

Marliére, C. A. et al. "Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) consumption and aesophageal and stomach cancer inthe Ouro Preto region, Minas Gerais, Brazil". In Taylor, J. A. e Smith, R. T. (Eds.). *Bracken fern: toxicity, biology and control*. Aberystwyth: International Bracken Group, 2000, 144-149.

Marques, A. C. et al. "As paisagens dos ervais no Planalto Norte Catarinense e a conservação dos remanescentes florestais". *Agriculturas*, 2014, 3, p. 32-36.

Marques, A. C. et al. "Yerba mate landscapes: forest use and socio-environmental conservation". *Ambiente e Sociedade* [*Online*], 2019, 22, p. 1-22.

Marques, M. S. e Hanazaki, N. "Participative mapping of non-timber forest product extraction: the case of leatherleaf fern *Rumohra adiantiformis* (G. Forst.) Ching". *Ethnoscientia – Brazilian Journal of Ethnobiology and Ethnoecology*, 2016, 1 (1), p. 1-16.

Marquesini, N. R. *Plantas usadas como medicinais pelos índios do Paraná e Santa Catarina, sul do Brasil: guarani, kaingáng, xokleng, ava-guarani, kraô, cayuá* (Dissertação). UFPR, 1995.

Martins-Ramos, D. et al. "Plantas medicinais de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista Altomontana, Urupema, Santa Catarina, Brasil". *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, 2010, 12 (3), p. 380-397.

May, L. W. "The economic uses and associated folklores of ferns and fern allies". *The Botanical Review*, 1978, 44 (4), p. 491-528.

Medeiros, M. F. T. et al. "Plantas medicinais e seus usos pelos sitiantes da Reserva Rio das Pedras, Mangaratiba, RJ, Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2004, 18 (2), p. 391- 399.

Melatti, J. C. *Índios do Brasil*. 7. ed. São Paulo: Hucitec, Editora da UNB, 1993.

Mello, M. e Budel, J. M. "*Equisetum* L. (Equisetaceae): uma revisão". *Cadernos da Escola de Saúde*, 2013, 9, p. 1-15.

Messias, M. C. T. B. et al. "Uso popular de plantas medicinais e perfil socioeconômico dos usuários: um estudo em área urbana em Ouro Preto, MG, Brasil". *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, 2015, 17 (1), p. 76-104.

Mielke, E. J. C. *Análise da cadeia produtiva e comercialização do xaxim,* Dicksonia sellowiana*, no estado do Paraná* (Dissertação). UFPR, 2002.

Milliken, W. e Albert, B. "The use of medicinal plants by the Yanomami Indians of Brazil". *Economic Botany*, 1996, 50 (2), p. 10-25.

Milton, S. J. e Moll, E. J. "Effects of harvesting on frond production of *Rumohra adiantiformis* (Pteridophyta: Aspidiaceae) in South Africa". *Journal of Applied Ecology*, 1988, 25, p. 725-743.

Ministério da Saúde. *RENISUS – Relação Nacional de Plantas Medicinais de Interesse ao SUS, 2009*. Disponível em: www.portal.saude.gov.br/portal/arquivos/pdf/ RENISUS.pdf. Acesso em: 2 fev 2017.

Morais, S. M. et al. "Plantas medicinais usadas pelos índios Tapebas do Ceará". *Brazilian Journal of Pharmacognosy,* 2005, 15 (2), p. 169-177.

Morais-Braga, M. F. et al. "Antimicrobial and modulatory activity of ethanol extract of the leaves from *Lygodium venustum* Sw". *American Fern Journal*, 2012, 102, p. 154-160.

Moran, R. C. "Diversity, biogeography, and floristics". In Ranker, T. e Haufler, C. (Eds.). *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008, p. 367-394.

Moran, R. C. *História natural das samambaias*. Florianópolis: Tecc Editora, 2004.

Mors, W. B. et al. *Medicinal plants of Brazil*. Michigan: Reference Publications, 2000.

Nwiloh, B. I. et al. "Analyses of bioactive compounds in fiddleheads of *Pteridium aquilinum* L. Kuhn collected from Khana, Southern Nigeria, using gas chromatography-flame ionization detector". *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry,* 2020, 9 (2), p. 1079-1086.

Pandy, P. C. e Pangtey, Y. P. S. "Studies on ethnobotany – I. On some less known edible and economic ferns of Kumaun region of Western Himalaya". *Journal of Economic and Taxonomic Botany*, 1987, 11, p. 81-85.

Panneerselvam, C. et al. "Fern-synthesized nanoparticles in the fight against malaria: LC/MS analysis of *Pteridium aquilinum* leaf extract and biosynthesis of silver nanoparticles with high mosquitocidal and antiplasmodial activity. *Parasitology Research*, 2016, 115, p. 997–1013.

Penna, J. F. M. *Dicionário brasileiro de plantas medicinais*. São Paulo: Kosmos, 1946.

Pereira, A. B. *Introdução ao estudo das pteridófitas*. 2. ed. Canoas: Ulbra, 2003.

Pereira, B. E. e Diegues, A. C. "Conhecimento de populações tradicionais como possibilidade de conservação da natureza: uma reflexão sobre a perspectiva da etnoconservação". *Desenvolvimento e Meio Ambiente*, 2010, 22, p. 37-50.

Potter, D. M. e Baird, M. S. "Carcinogenic effects of ptaquiloside in bracken fern and related compounds". *British Journal of Cancer*, 2000, 83 (7), p. 914–920.

Prado, J. et al. "Diversity of ferns and lycophytes in Brazil". *Rodriguésia,* 2015, 66 (4), p. 1073-1083.

Prudente, L. T. *Arquitetura Mbyá-Guaraní na Mata Atlântica do Rio Grande do Sul. Estudo do caso do Tekoá Nhüu Porã* (Dissertação). UFRGS, 2007.

Rattmann, Y. D. et al. "Activation of muscarinic receptors by a hydroalcoholic extract of *Dicksonia sellowiana* Presl. Hook (Dicksoniaceae) induces vascular relaxation and hypotension in rats". *Vascular Pharmacology,* 2009, 50 (1-2), 27-33.

Raven, P. H. et al. *Biologia vegetal.* 6. ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 2001.

Reinaldo, R. C. et al. "Do ferns and lycophytes function as medicinal plants? A study of their low representation in traditional pharmacopoeias". *Journal of Ethnopharmacology*, 2015, 175, p. 39–47

Reis, M. S. et al. "Landscapes with Araucaria in South America: evidence for a cultural dimension". *Ecology and Society*, 2014, 19 (2), p. 1-15.

Reis, M. S. et al. "Aspectos do manejo de recursos da Mata Atlântica no contexto ecológico, fundiário e legal". In Simões, L. L. e Lino, C. F. (Orgs.). *Sustentável Mata Atlântica – a exploração de seus recursos florestais*. São Paulo: Editora SENAC, 2002, p. 159-172.

Reis, M. S. et al. "Domesticated Landscapes in araucaria forests, Southern Brazil: a multispecies local conservation-by-use system". *Frontiers is Ecology and Evolution,* 2018, 6:11.

Reitz, R. "*Dicksoniaceae". Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1965.

Ribas, R. P. et al. "Cadeia produtiva da samambaia-preta no litoral norte do Rio Grande do Sul". In Coelho-de-Souza, G. et al. (Orgs.). *Extrativismo da samambaia-preta no Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: Editora da UFRGS, 2008, p. 103-119.

Saito, T. et al. "4-O-caffeoylshikimic and 4-O-(p-coumaroyl) shikimic acids from the dwarf tree fern, *Dicksonia Antarctica*". *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 1997, 61 (8), p. 1397-1398.

"Samambaias e Licófitas". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB128483>. Acesso em: 10 mar. 2023.

Santiago, A. C. P. et al. "Samambaias e licófitas da Mata do Buraquinho, Paraíba, Brasil". *Biotemas*, 2014, 27 (2), p. 9-18.

Santos, A. J. Índios e brancos no sul do Brasil: a dramática experiência dos Xokleng. Florianópolis: Edeme, 1973.

Santos, M. G. e Sylvestre, L. S. "Pteridófitas comercializadas por erveiros de Niterói e do Rio de Janeiro, RJ, Brasil: uma abordagem etnobotânica". *Leandra*, 2000, 15, p. 79-90.

Santos, M. G. e Sylvestre, L. S. "Aspectos florísticos e econômicos das pteridófitas de um afloramento rochoso do estado do Rio de Janeiro, Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2006, 20 (1), p. 115-124.

Santos, M. G. et al. "Phytochemical studies in pteridophytes growing in Brazil: A review". *The American Journal of Plant Science and Biotechnology*, 2010, 4 (Sl 1), p. 113-125.

Santos, T. A. C. e Barros, F. B. "Each person has a science of planting: plants cultivated by quilombola communities of Bocaina, Mato Grosso State, Brazil". *Hoehnea*, 44, 2017, p. 211-235.

Santos-Silva, D. L. S. et al. "Potencial ornamental de samambaias e licófitas no Leste do Maranhão, Brasil". *Research, Society And Development*, 2020, 9 (7), e278974087.

Sátiro, L. N. et al. "Uso místico, mágico e medicinal de plantas nos rituais religiosos de Candomblé no Agreste Alagoano". *Revista Ouricuri*, 2019, 9 (2), p. 45-61.

Schorn, L. A. et al. "Síntese da estrutura dos remanescentes florestais em Santa Catarina". In Vibrans, A. C. et al. (Eds.). *Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina, Vol. I, Diversidade e conservação dos remanescentes florestais*. Blumenau: Edifurb, 2012, p. 125-137.

Schwartsburd, P.B.; Pena, N.T.L. Dennstaedtiaceae in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB90915>. Acesso em: 10 mar. 2023.

Sehnem, A. "*Ciateáceas*". *Flora Ilustrada Catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1978.

Silva, A. S. e Andrade, L. H. C. "Etnobotânica Xucuru: espécies místicas". *Biotemas*, 2002, 15 (1), p. 45-57.

Simões, L. L. "A exploração dos recursos florestais na Mata Atlântica". In Simões, L. L. e Lino, C. F. (Orgs.). *Sustentável Mata Atlântica – a exploração de seus recursos florestais*. São Paulo: Editora SENAC, 2002.

Sosinski, Ê. E. et al. "On the ecological recognition of *Butia* palm groves as integral ecosystems: Why do we need to widen the legal protection and the in situ/on-farm conservation approaches?" *Land Use Policy*, 2019, 81, p. 124-130.

Souza, J. B. et al. "*Dicksonia sellowiana* Hook. and *Nepholepis cordifolia* (L.) C.Presl extracts as potential green pesticides: insecticidal activity". Research, Society and Development, 2020, 9 (8), e120985182.

Souza, M. B. *O uso medicinal e místico de plantas por moradores do bairro Morretes, município de Nova Santa Rita, Rio Grande do Sul* (Trabalho de Conclusão de Curso - Graduação) Unilasalle, 2007.

Stalcup, M. M. *Plantas de uso medicinal ou ritual em uma feira livre no Rio de Janeiro, Brasil*. (Dissertação). UFRJ, 2000.

Suffredini, I. B. et al. "Estudo farmacognóstico do caule e raízes de *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) Sota (Polypodiaceae)". *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 2008, 18 (2), p. 279-286.

Sühs, R. B. et al. "Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil". *PLoS One*, 2018, 13, e0206805.

Taylor, T. N. et al. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. Burlington: Elsevier, 2009.

Teixeira, G. et al. "Potencial utilitário de licófitas e samambaias: aplicabilidade ao contexto amazônico". *Biota Amazônia*, 2015, 5 (1), p. 68-73.

Ticktin, T. "The ecological implications of harvesting non-timber forest products". *Journal of Applied Ecology*, 2004, 41, p. 11-21

Tryon, R. M. e Tryon, A. F. *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. New York: Springer, 1982.

Turner, N. J. et al. "Edible wood fern rootstocks of western North America: solving an ethnobotanical puzzle". *Journal of Ethnobiology*, 1992, 12, p. 1-34.

Vetter, J. "A biological hazard of our age: Bracken fern *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn – A review". *Acta Veterinaria Hungarica*, 2009, 57 (1), p. 183-196.

Windisch, P. G. *Pteridófitas da Região Norte-Ocidental do Estado de São Paulo – Guia para excursões.* 2. ed. São José do Rio Preto: Editora Universitária-UNESP, 1992.

Windish, P. G. "Pteridófitas do Brasil: diversidade decrescente". In Araújo, E. L. et al. (Eds.). *Diversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil*. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, 2002.

Witham, H. *Ferns of San Diego County*. San Diego: San Diego Society of Natural History, 1972.

Zuquim, G. et al. *Guia de samambaias e licófitas da REBIO Uatumã – Amazônia Central*. Manaus: Design Editora, 2008.

Fonte: R.S. Pereira.

Capítulo 9
Fenologia de samambaias e licófitas no Brasil: uma abordagem metodológica e ecológica

Andressa Müller
Jairo Lizandro Schmitt

1. Introdução

1.1. O que é fenologia?

Fenologia, vem do grego *phaino,* que significa "aparecer", e *logos,* que significa "estudo". Por definição, fenologia é a observação do ciclo de vida das plantas e dos animais (Lieth, 1974) e a recorrência dos eventos biológicos em razão das influências bióticas e abióticas, além das suas inter-relações na população ou em comunidade (US/IBP Phenology Committee, 1972). Carl Linneaus utilizou alguns aspectos do biorritmo das plantas para fabricar o chamado *floral clock*. Para produzi-lo, o naturalista dividiu a observação da floração em três categorias: as que abriam e fechavam sob influência do clima; as que acompanhavam as mudanças de horas de luz (latitude); e as que abriam as flores somente em um período específico do dia, repetindo sempre no mesmo intervalo de tempo.

A fenologia foi aplicada por muito tempo sem ser chamada dessa forma até que, quase um século mais tarde, em 1853, o termo "fenologia" foi criado pelo botânico Charles François Antoine Morren (Puppi, 2007). Aguardar e assistir todos os anos as cerejeiras florescerem é uma cultura tradicional no Japão e nada mais é que uma maneira de monitorar a fenologia de uma espécie.

O trevo de quatro-folhas, uma samambaia do gênero *Marsilea*, fecha suas folhas ao anoitecer, quando a radiação solar diminui e abre novamente ao amanhecer, em movimentos que chamamos de nictinásticos (Darwin, 1880).

1.2. Samambaias e licófitas

As samambaias e licófitas são semelhantes a todos os outros grupos que necessitam da energia solar para realizar fotossíntese, embora se diferenciem no que diz respeito a estrutura (não possuem flores, frutos e nem sementes), ciclo de vida e seu modo de dispersão. Essas plantas são caracterizadas por alternarem duas gerações no seu ciclo de vida: a que produz os esporos e é mais longa (geração esporofítica) e a que produz os gametas, que é de menor complexidade morfológica e mais curta (geração gametofítica) (Sharpe et al., 2010; Zuquim et al., 2008).

Na maior parte das samambaias, o crescimento das folhas ocorre quando existe o aumento do diâmetro do báculo (folhas jovens), o alongamento do pecíolo, o desenrolamento da raque e dos folíolos (Sharpe e Mehltreter, 2010). Por primeiro, temos o surgimento do báculo, que dá origem a uma folha jovem, que, por sua vez, é estéril ou fértil; essa mesma folha alcança a maturidade e mantém a sua característica quanto à fertilidade; a folha adulta fértil passa pelo processo de maturação dos seus esporângios (responsáveis pela reprodução) desde a forma imatura até a completa liberação dos esporos. Após esse processo, mesmo que não necessariamente de modo concomitante, tanto a folha estéril quanto a fértil entram em senescência.

As samambaias e licófitas fazem parte do componente vegetativo de diversos ecossistemas ao redor do mundo. Distribuem-se desde os trópicos até a região boreal, ocupam o estrato herbáceo até o arborescente e, ainda assim, representam apenas 4% das plantas vasculares (Sharpe et al., 2010). Até o momento, são reconhecidas 10.578 espécies de samambaias e 1.338 espécies de licófitas no mundo (PPG I, 2016). Um pouco mais de 220 espécies têm sido material de estudos fenológicos realizados no mundo, e o interesse por esse tipo de pesquisa científica tem-se intensificado gradualmente e atraído a atenção de pesquisadores (Lee et al., 2018). No Brasil, estudos envolvendo fenologia de samambaias têm sido realizados há cerca de 36 anos, iniciando com estudo publicado de Windisch e Pereira-Noronha (1983).

Então, o que monitorar nas samambaias e licófitas? Os períodos vegetativos e reprodutivos das plantas compreendem etapas do ciclo de vida das folhas, que são chamadas de fenofases, e podem ser monitoradas por diferentes metodologias, fornecendo, ao término do acompanhamento, importantes considerações ecoló-

gicas sobre o desenvolvimento da espécie, da população ou da comunidade. De modo geral, podemos monitorar todo o ciclo de vida visível dessas plantas, desde a emergência até a morte das suas folhas. É importante que se monitore todo o ciclo vital para que, com essas informações coletadas, tenha-se a taxa de renovação e senescência das folhas, além da capacidade e da época de reprodução dessas plantas.

À procura dessas informações, uma revisão da literatura foi realizada para as espécies de samambaias monitoradas no Brasil. A pesquisa científica bibliográfica foi realizada utilizando os termos "fenologia" e "samambaias" nos bancos de dados da *Scientific Eletronic Library OnLine* (SciELO), *Web of Science* (WoS), *Science Direct* e Periódicos CAPES. As buscas restringiram-se a artigos publicados até agosto de 2019.

2. Desenvolvimento

2.1. Metodologias

A metodologia de escolha dos indivíduos para monitorar deve levar em consideração a sua forma de vida e a sua idade, sendo indispensável que sejam selecionadas plantas adultas para que se possa monitorar sua fenologia reprodutiva. Espécies epifíticas necessitam de um forófito (árvore) como suporte para crescer, e, dessa maneira, deve-se definir primeiramente a árvore para depois selecionar o indivíduo. A escolha do forófito como a unidade amostral pode facilitar a definição de um método para escolher os indivíduos epifíticos que serão monitorados. Uma vez que as árvores em que se encontram as plantas epifíticas possuem diversas formas em sua estrutura de galhos e também idades variadas (Kersten e Waechter, 2011), alguns critérios de inclusão podem ser utilizados para selecionar o forófito conforme o objetivo do estudo. Os critérios podem ser o diâmetro da altura do peito (DAP) e a altura, que indiretamente caracterizam se uma árvore é de grande porte e se está presente há mais tempo no ambiente (mais velha). Essas características podem ser úteis para a seleção de epífitos que compõem uma comunidade porque, por exemplo, a riqueza será maior nessas condições. Além disso, selecionar árvores de espécies variadas (heterogeneidade do tipo de casca) pode contribuir para o incremento de espécies epifíticas na comunidade a ser monitorada. O posicionamento de um forófito dentro de um fragmento florestal também pode influenciar a fenologia e, se não for o objetivo, evitar a escolha de árvores que fiquem nas bordas dos ambientes auxilia na exclusão do efeito de borda.

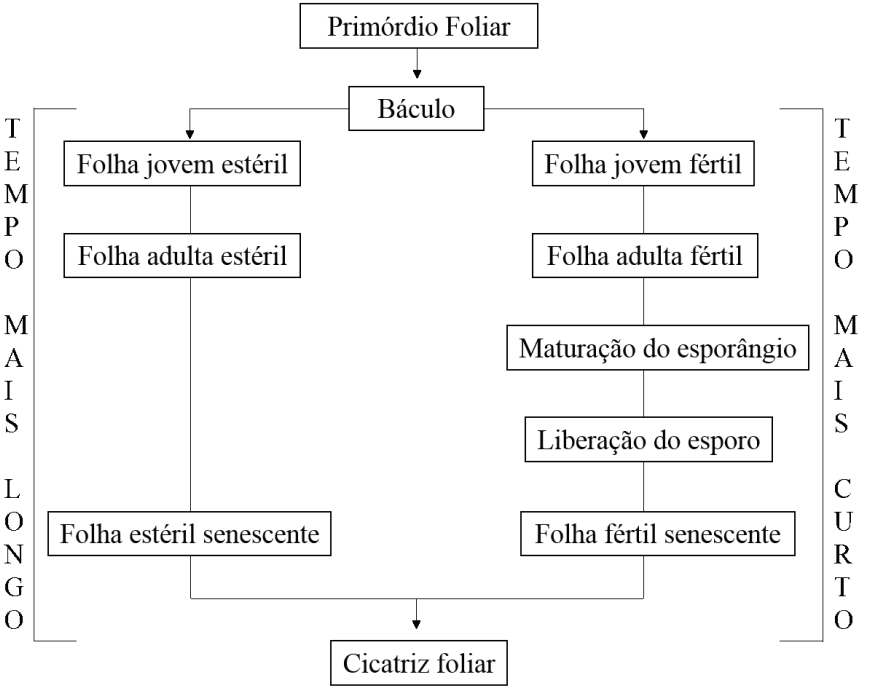
Muitas vezes, a observação de uma nova folha ou de um indivíduo fértil torna-se difícil em nível do solo e, para realizar com precisão, pode ser necessário o uso de escada ou até mesmo de material de escalada, visto que os indivíduos podem ser pequenos ou ficar em locais de difícil visibilidade, próximos à copa externa das árvores. O uso de binóculo pode fazer-se necessário se nenhuma dessas maneiras for suficiente para observar o indivíduo. Uma maneira de realizar a fenologia mesmo sem o auxílio desse material é dividir a árvore em regiões, fazendo uma estratificação vertical, que pode ser a divisão em intervalos regulares de altura, em zonas de altura (base, fuste, copa) ou zonas ecológicas (Johansson, 1974).

A dificuldade da individualização dos espécimes para serem monitorados vai depender principalmente da sua forma de vida. Algumas samambaias produzem assexuadamente, de um único ancestral, indivíduos geneticamente idênticos, formando um clone (genet). Nesse caso, devemos escolher um membro desse clone (ramet) para realizar o monitoramento, evitando uma falsa homogeneidade no comportamento fenológico de uma população. Esse problema no momento da seleção pode ocorrer com algumas espécies fanerófitas, que aparentemente são fáceis de individualizar, porque podem alcançar mais de 6m de altura, apresentam uma coroa de folhas no ápice de seus cáudices e pertencem ao componente arbustivo-arbóreo. A samambaia arborescente *Alsophila setosa* Kaulf é um exemplo típico desse tipo de reprodução e manifestação no ambiente natural, tendo seus cáudices próximos ligados por ramificações estoloníferas (Schmitt e Windisch, 2005; 2006a). Já para plantas hemicriptófitas, que possuem as estruturas perenes semienterradas ou protegidas junto à superfície do solo, podem ser revelados níveis de dificuldade diferentes, sendo mais fáceis de selecionar as espécies rosuladas, como *Asplenium claussenii* Hieron. e *Didymochlaena truncatula* (Sw.) J. Sm. de que reptantes, tais como *Rumohra adiantiformis* (G. Forst.) Ching e *Pteris deflexa* Link. Nesse caso, o rizoma se prolonga sob a superfície do solo e pode alcançar alguns metros, dificultando a separação dos indivíduos, quando localizados próximos uns dos outros. Da mesma forma, isso ocorre para os epífitos, que podem ser rosulados, como *Asplenium gastonis* Feé e *A. scandicinum* Kaulf., ou reptantes, como *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota e *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston. Em muitos casos, para plantas reptantes, é necessária uma pequena escavação do solo em torno dos indivíduos para que o observador consiga identificar o início e o final do rizoma, evitando que um mesmo indivíduo seja considerado dois e monitorado duplamente. De maneira geral, todos esses indivíduos podem ser incluídos na amostragem por meio de parcelas, transectos ou trilhas preestabelecidas em ambientes de interesse.

Independentemente da forma de vida das samambaias e licófitas, é importante que os indivíduos sejam marcados e numerados com etiquetas plásticas ou fitas de demarcação, de modo que possam ser reconhecidos durante o período de monitoramento. É imprescindível que o mesmo indivíduo seja monitorado durante todo o tempo de amostragem, para que se tenha repetidamente todas as informações, desde a emergência até a completa senescência foliar (figura 1).

A maioria dos estudos fenológicos no Brasil é realizada em nível populacional, e poucos são em comunidade. Apenas um estudo realizado por Müller et al. (2019) monitorou e analisou uma comunidade de samambaias. Outros estudos realizados por Ranal (1995), Farias e Xavier (2011a) e Souza et al. (2013) contemplaram mais de uma espécie de samambaia no seu monitoramento, mas as análises dos resultados desses estudos não foram realizadas para a comunidade, e sim para as espécies individualmente. Tanto os estudos de população quanto os de comunidade fornecem informações relevantes sobre a fenologia, embora os resultados obtidos em nível comunitário abordem uma visão mais ampla e fidedigna de como essas plantas respondem aos estímulos que recebem no ambiente em que estão inseridas.

Figura 1: Esquema do ciclo de vida das folhas das samambaias



Fonte: adaptado de Sharpe e Mehltreter (2010).

Existem algumas metodologias que são utilizadas para outros grupos de plantas, como para as angiospermas, que também podem ser aplicadas para as samambaias e licófitas, se respeitadas as características biológicas desse grupo. O tempo de monitoramento das plantas precisa permitir que todo o ciclo biológico seja observado e, de preferência, repetidamente, o que pode variar muito entre as espécies, considerando as que têm ciclo subanual, anual e supra-anual. A maior parte dos estudos envolvendo samambaias no Brasil, e até mesmo para o mundo, tem utilizado a contagem do número de folhas em determinada fenofase, obtendo mensalmente a média e o desvio padrão. Os autores têm separado as fenofases vegetativas e reprodutivas e, para cada uma delas, verificado o número de folhas em que ocorre a manifestação. Essa é uma abordagem metodológica classificada como quantitativa.

Também é possível aplicar o índice de intensidade proposto por Fournier (1974). As observações das fenofases tornam-se mais subjetivas, seguindo uma escala intervalar semiquantitativa de cinco categorias (0 – ausência da fenofase, 1 – 1 a 25%, 2 – 26 a 50%, 3 – 51 a 75% e 4 – 76 a 100%) que permitem enquadrar cada indivíduo na proporção em que a fenofase está se manifestando. A partir desses valores de 0 a 4, faz-se a soma do valor que cada indivíduo recebeu e divide-se pelo valor máximo que a população ou comunidade poderia receber. Para saber esse valor máximo, deve-se multiplicar o número de indivíduos por 4. Além dessas metodologias, podemos aplicar o índice de atividade, que é uma mensuração qualitativa da proporção de indivíduos em cada fenofase por meio da sua presença ou a ausência, resultando em uma observação mais objetiva (Bencke e Morellato, 2002).

De maneira geral, existem algumas semelhanças e diferenças entre os métodos quali e quantitativos que podem ser fundamentais na escolha da maneira como será realizada a fenologia para alcançar os objetivos de cada estudo. Considerando que a frequência mínima de monitoramento é uma vez ao mês e que se tem como sugestão o mínimo de 10 indivíduos selecionados para cada espécie, excetuando-se as espécies raras (Fournier e Charpantier, 1975), deve-se atentar para o tempo disponível do pesquisador para monitorá-los. A partir disso, o método qualitativo mostra-se mais rápido para ser realizado em campo do que os métodos quantitativos.

Os três tipos de metodologia permitem constatar o começo e o fim de um evento fenológico, mas apenas o método qualitativo deixa em evidência a sincronia da fenofase, que é quando todos os indivíduos apresentam a mesma fenofase em um mesmo período de tempo. É também somente esse método qualitativo que permite analisar os dados de herbário quanto à ocorrência de determinado evento fenológico em cada exsicata. No entanto, uma desvantagem é que essa análise qualitativa não

evidencia os picos de intensidade dentro de uma população ou comunidade, sendo, para isso, necessária a aplicação dos métodos quantitativos (Bencke e Morellato, 2002), mais especificamente, o índice de intensidade.

O método quantitativo torna-se uma análise mais refinada de como realmente é o desenvolvimento da planta durante o período de monitoramento. Essa observação mais aprofundada é importante porque, mesmo que todos os indivíduos da população tenham folhas férteis, por exemplo, sabendo a intensidade com que isso acontece em cada indivíduo, podemos avaliar o potencial ou a viabilidade de reprodução de determinada espécie ameaçada de extinção ou rara. Verificar que todos os indivíduos produzem e perdem suas folhas ao longo do tempo é uma característica mais geral do que determinar a quantidade de folhas que emergem e morrem, permitindo constatar se as plantas passam por algum período sem folhas, que, por sua vez, influenciaria diretamente na realização de fotossíntese.

Uma maneira de verificar a sazonalidade das fenofases é por meio de uma abordagem de estatística circular para a análise dos dados. Nos estudos fenológicos, a frequência relativa ou a intensidade de uma fenofase são agrupadas nos meses do ano correspondentes em que ocorreram. Como os meses são um tipo de escala circular, pode-se convertê-los em ângulos, obtendo 12 intervalos de, aproximadamente, 30º (360º de um círculo dividido por 12 meses do ano), em que cada dia do ano corresponde a 0,9836º (360º dividido por 365 dias). Com isso, têm-se os dados fenológicos distribuídos nos seus respectivos ângulos, que, após serem analisados, é possível verificar se os indivíduos apresentaram uma fenofase concentrada significativamente em uma data específica dentro de um período de tempo, demonstrando ou não a sazonalidade do evento fenológico. Conhecer as datas fenológicas revela importantes considerações ecológicas sobre as espécies e os ambientes (Morellato et al., 2010).

2.2. Fenologia com samambaias e licófitas

Diferentemente de outros grupos vegetais, as samambaias não dependem de interação com polinizadores ou dispersores para se reproduzirem, sendo o clima o principal regulador dos seus eventos fenológicos, como a fertilidade, a renovação e a senescência das folhas (Barrington, 1993). Com o clima definindo o período de ocorrência dessas fenofases, temos a possibilidade do surgimento da sazonalidade, que é quando determinado evento fenológico aparece nos indivíduos de uma população ou comunidade e permanece por um período de tempo limitado e específico, não se apresentando de maneira recorrente ao longo de um ano (Lieth, 1974). Dessa maneira, o comportamento fenológico das samambaias

e licófitas responde sazonalmente às condições climáticas do ambiente em que estão crescendo.

Para entender como essas plantas se desenvolvem no Brasil, é necessário compreender rapidamente o clima do local onde elas foram monitoradas. Os estudos envolvendo fenologia de samambaias no país tem-se distribuído principalmente entre as regiões Sul e Nordeste, com alguns trabalhos sendo desenvolvidos no Sudeste e no Centro-Oeste. A região Sul (extremo sul) abriga 54% dos trabalhos, enquanto a Nordeste, 35%, sendo os restantes 12% distribuídos no Sudeste e Centro-Oeste.

Essas duas regiões com maior número de monitoramentos possuem diferenças climáticas acentuadas, principalmente quanto à alternância de períodos secos e úmidos. A posição geográfica em que o Brasil se encontra, entre a linha do Equador e o Trópico de Capricórnio, abrange uma grande variedade de climas, e a maior parte do seu território localiza-se dentro da zona intertropical, enquanto uma menor área se encontra na zona subtropical. Existe um gradiente latitudinal a partir do Equador em direção ao sul que ocasiona variações em fatores climáticos e astronômicos, resultando em uma transição do clima tropical para subtropical (Marques, 2007). O clima subtropical, que caracteriza o sul do Brasil, é considerado o mais regular do Brasil, com chuvas distribuídas ao longo de todos os meses. O clima da região Nordeste apresenta uma heterogeneidade das chuvas no tempo e no espaço (Vianello e Alves, 2012), ocorrendo assim estação seca e úmida.

A partir dessas diferenças climáticas esperava-se que a precipitação fosse o fator determinante para a ocorrência da sazonalidade nas fenofases e que, em regiões sem grandes mudanças no volume das chuvas ao longo do ano, não ocorressem variações sazonais. O que se pode observar nos estudos realizados para o Brasil é que, para algumas espécies, esse é o padrão observado. Ao contrário, algumas samambaias podem não demonstrar sazonalidade para algum evento fenológico mesmo quando localizadas em ambientes sazonais para a precipitação. Além disso, outras espécies podem apresentar sazonalidade mesmo em ambientes não sazonais, como podemos observar na tabela 1.

Essa sazonalidade das fenofases que as plantas apresentam também pode ser uma estratégia para o escape da herbivoria. Uma planta que renova suas folhas ao longo de todo o ano possivelmente torna menor a predação em excesso das folhas de um único indivíduo (Morellato et al., 1989) do que plantas que renovam suas folhas somente uma ou duas vezes ao ano. A sazonalidade do clima também regula a ocorrência de predadores, podendo ser menor na estação seca

(Coley e Barone, 1996), ou haver uma sincronia entre seus ciclos de vida com os picos de produção de folha (Frankie et al., 1974). A espécie *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J. Ohlsen & Brownsey monitorada em ambiente com alternância climática não apresentou mecanismos de defesa contra herbívoros satisfatórios, uma vez que apresentou folhas predadas ao longo de todo o ano (Farias e Xavier, 2013a). Já os indivíduos de *Phlebodium decumanum* (Willd.) J.Sm. foram predados na estação chuvosa, momento em que ocorreu o pico de folhas férteis, e os recursos estavam disponíveis aos herbívoros (Farias e Xavier, 2013b). Entretanto, para *Cyclosorus interruptus* (Willd.) H. Ito. monitorada em ambiente com período seco e chuvoso, não houve sazonalidade nos eventos fenológicos nem na herbivoria foliar dessas plantas (Farias e Xavier, 2011b).

Tabela 1: Espécies de samambaias estudadas em ambientes sazonais (S) e não sazonais (NS) para a precipitação

			Eventos fenológicos		
	Região	**Espécie**	**Renovação**	**Fertilidade**	**Senescência**
Não sazonal	Sul	*Alsophila setosa*[1]	S	NS	S
		Dicksonia sellowiana[2]	S	S	NS
Sazonal	Nordeste	*Acrostichum danaeifolium*[3]	NS	NS	NS
		Didymochlaena truncatula[4]	NS	NS	NS

Fonte: [1]Schmitt e Windisch (2006a), [2]Schmitt et al. (2009), [3]Farias e Xavier (2011a) e [4]Farias et al. (2015).

A produção e senescência foliar para muitas samambaias pode ser estimulada pela precipitação (tabela 2), principalmente nas regiões onde existe alternância entre o período seco e úmido, devido ao sistema radicular pequeno das plantas, que pode dificultar o acesso à água durante a estação menos chuvosa (Mehltreter, 2006). Por outro lado, nas áreas de maior latitude, que apresentam regime anual regular de chuvas, a disponibilidade de água pode não ser um fator limitante para as samambaias, e o gatilho para a produção de novas folhas pode estar sendo outras variáveis, como a temperatura e o fotoperíodo, que possuem maior amplitude ao longo dos meses nesse local (tabela 2). Se as fenofases vegetativas apresentarem-se como um evento contínuo ao longo de um ano, por exemplo, a dependência das chuvas se torna menor (Seghieri et al., 1995). O hábitat em que uma samambaia está inserida também pode exercer mais influência nas respostas fenológicas do que a própria sazonalidade da chuva, como o observado para *Acrostichum danaefolium*,

crescendo em um mangue no Golfo do México, que propiciou a umidade do solo necessária para o surgimento de folhas em um padrão não sazonal independente da sazonalidade da chuva (Mehltreter e Palacios-Rios, 2003).

A sazonalidade da fertilidade das samambaias pode estar associada às diferenças entre espécies dimórficas e monomórficas (Mehltreter e Palacios-Rios, 2003). As plantas que têm o dimorfismo foliar como característica possuem folhas férteis diferenciadas, que permanecem na planta por um curto período de tempo. Essas folhas entram em processo de senescência logo após a liberação dos seus esporos. Ao contrário, as plantas monomórficas não possuem essa especialização nas suas folhas férteis, sendo iguais às estéreis. As folhas férteis podem continuar vivas por um período maior de tempo, por acumular duas funções: a de reprodução e a de realizar fotossíntese (Lee et al., 2009). Com isso, existe uma tendência de as espécies dimórficas terem um comportamento mais sazonal do que as monomórficas (Mehltreter e Palacios-Rios, 2003), como o observado na samambaia herbácea *Danaea geniculata* Raddi. (Farias et al., 2018).

Por outro lado, no Brasil, espécies monomórficas, como *Microgramma lindbergii*, *Adiantopsis radiata* (Ranal, 1995) e *Dicksonia sellowiana* (Schmitt et al., 2009) apresentaram a fertilidade sazonal, assim como as espécies dimórficas *Microgramma squamulosa* (Ranal, 1995) e *Anemia tomentosa* (Sav.) Sw. var. *anthriscifolia* (Schrad.) Mickel (Souza et al., 2007). Esses exemplos demonstram que outros fatores, além do dimorfismo foliar, podem estar desencadeando a manifestação da fertilidade de samambaias, tais como as condições meteorológicas (Schmitt et al., 2009; Souza et al., 2007) e o fotoperíodo (Schmitt et al., 2009).

Além disso, esse comportamento da fertilidade de samambaias pode refletir na sazonalidade da senescência das folhas porque se espera que, quando analisadas em nível populacional, as espécies dimórficas tenham maior concentração de folhas mortas do que as monomórficas. Em nível de comunidade, pode ocorrer uma heterogeneidade maior do comportamento das espécies com essa fenofase, em que a morte das folhas pode distribuir-se mais regularmente ao longo do tempo, evidenciando um comportamento não sazonal, devido à presença de plantas dimórficas e monomórficas. Ainda, não podemos deixar de levar em consideração os reguladores internos das plantas, como os hormônios, que podem ter influência do ciclo de vida da folha (Sharpe e Mehltreter, 2010).

Tabela 2: Influência da temperatura (T), do fotoperíodo (F) e da precipitação (P) nos eventos fenológicos de samambaias das regiões Sul e Nordeste do Brasil. + para relações positivas e – para relações negativas.

		Eventos fenológicos		
Região	**Espécie**	**Renovação**	**Fertilidade**	**Senescência**
Sul	*Cyathea corcovadensis*[1]	T+ F+	T+	T+
	Lindsaea lancea[2]	T+ F+	T+ F+	T+ F+
Nordeste	*Adiantum deflectens*[3]	P+		P-
	Adiantum petiolatum[3]	P+	T+	

Fonte: [1]Neumann et al. (2014), [2]Müller et al. (2016), [3]Souza et al. (2013).

2.3. Classificação das fenofases

Para classificar as fenofases das samambaias e licófitas, a partir de um ano de observação, nós propomos as categorias contínua, descontínua, regular e irregular (Müller et al., 2019), que seguem descritas e exemplificadas abaixo:

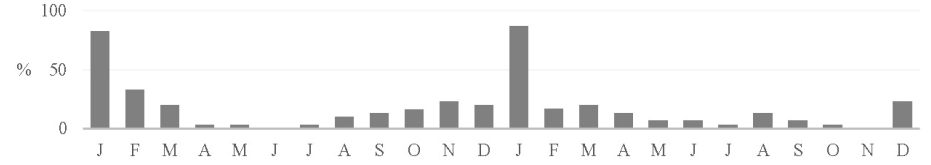
I. Fenofases contínuas: são aquelas que apresentam frequência de indivíduos ou média de folhas ocorrendo em todos os meses de observação em pelo menos um indivíduo da população ou da comunidade. Exemplo: renovação foliar de *Lindsaea lancea* (Müller et al., 2016) (figura 2).

Figura 2: Fenofase contínua de *Lindsaea lancea*.

Fonte: Os autores.

II. Fenofases descontínuas: são aquelas que apresentam frequência de indivíduos ou média de folhas com uma interrupção ao longo das observações, com pausa de, no mínimo, um mês. Exemplo: esporângios em formação de *Lindsaea lancea* (Müller et al., 2016) (figura 3).

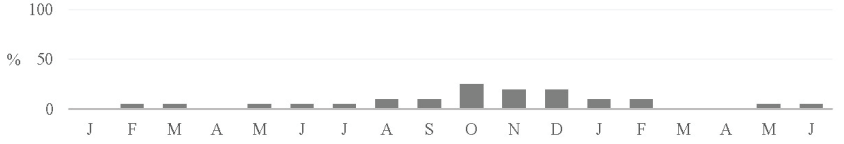
Figura 3: Fenofase descontínua de *Lindsaea lancea*



Fonte: Os autores.

III. Fenofases regulares: são aquelas que apresentam frequência de indivíduos ou média de folhas com pouca variação ao longo das observações, em que os picos das manifestações da fenofase oscilam em frequências próximas (variação de até 30%) (Müller et al. 2019). Exemplo: formação de esporângios de *Blechnum acutum* [=Lomaridium acutum (Desv.) Gasper & V. A. O. Dittrich] (Padoin et al., 2016) (figura 4).

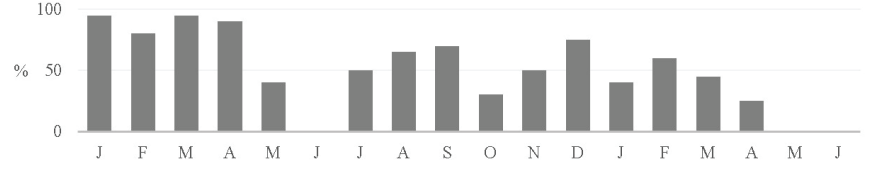
Figura 4: Fenofase regular de *Lomaridium acutum*



Fonte: Os autores.

IV. Fenofases irregulares: são aquelas que apresentam frequência de indivíduos ou média de folhas com expressiva variação ao longo das observações, em que os picos das manifestações da fenofase oscilam em frequências distantes (variação maior do que 30%) (Müller et al., 2019). Exemplo: renovação foliar de *Blechnum acutum* [=Lomaridium acutum (Desv.) Gasper & V. A. O. Dittrich] (Padoin et al., 2016) (figura 5).

Figura 5: Fenofase irregular de *Lomaridium acutum*



Fonte: Os autores.

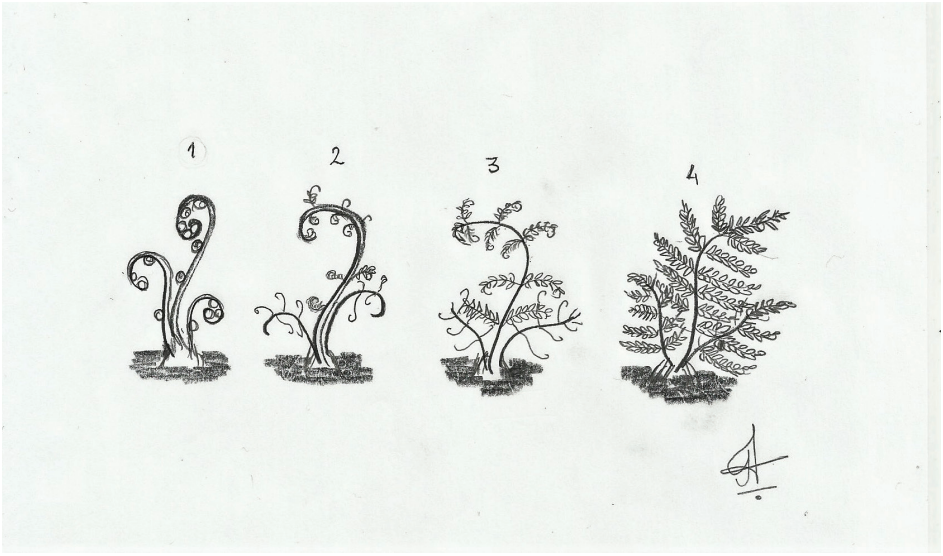
As fenofases das samambaias monitoradas no Brasil demonstram uma tendência de serem mais descontínuas (66% das fenofases) do que contínuas e de serem mais irregulares (88% das fenofases) do que regulares (Müller et al., 2019). As fenofases vegetativas, em sua maioria, são irregulares, e as reprodutivas oscilam de acordo com o detalhamento em que são observadas (folhas férteis, esporângios em formação ou imaturos, fechados ou liberando esporos), podendo-se apresentar como regulares ou irregulares. Dessa maneira, existe uma maior probabilidade de se observar e classificar as fenofases em descontínuas e irregulares. No entanto, existem outros tipos de classificação, e tanto um evento fenológico contínuo quanto um descontínuo podem ser regular ou irregular. A renovação foliar de *Lindsaea lancea* foi contínua e irregular (figura 2) e a formação de esporângios de *Lomaridium acutum* foi descontínuo e regular (figura 4).

2.4. Expansão foliar

Para monitorar e medir o quanto a folha aumenta em comprimento, é necessária a observação desde a emergência do báculo até a sua completa expansão. Para isso, primeiramente, deve-se esperar o surgimento de um báculo (nova folha) e, nesse momento, marcá-lo com algum material que o identifique e o diferencie das demais folhas na planta, como um atílio ou uma etiqueta plástica, por exemplo. Após realizada essa marcação, é preciso monitorá-lo ao longo de dias ou meses, até que ele tenha-se desenrolado completamente. Durante esse processo, deve-se medir periodicamente o comprimento dessa nova folha a cada observação.

Essa também é uma maneira de observar as plantas. A expansão foliar pode ser acompanhada porque ocorre da seguinte maneira: os báculos, ápices circinados jovens não expandidos, ficam completamente enrolados em sua base e próximos ao rizoma. Lentamente, à medida que vão expandindo, desenrolam-se em espiral e, por fim, apresentam-se no formato da folha (figura 6). Essa maneira de desenrolar é consequência da expansão desigual da folha, cujas células da face abaxial (*outer surface*) alongam-se mais do que as da face adaxial (*inner surface*), ficando totalmente estendida quando o crescimento das duas faces se igualam (Moran, 2004).

Figura 6: Etapas do desenrolar do báculo



Fonte: Fernando Bertoldi de Oliveira.

O tempo de duração da expansão foliar tem relação com várias características ambientais e das próprias plantas, que podem manifestar-se isoladamente ou de forma combinada (Kikuzawa e Lechowicz, 2011). A partir disso, deve-se levar em consideração o tempo de permanência das folhas nas plantas nas diferentes regiões climáticas do Brasil. As samambaias de ambientes tropicais tendem a apresentar uma maior persistência das folhas na planta devido ao clima quente e úmido que favorece a característica perene. Já as folhas das samambaias que ocorrem nas regiões subtropicais e nas regiões com alternância entre períodos secos e chuvosos podem comportar-se de forma semelhante às de regiões temperadas, estando expostas a estressores ambientais, como o frio ou a seca, desencadeando a sua senescência e o término do seu ciclo de vida (Mehltreter e Sharpe, 2013).

A rapidez com que a expansão foliar ocorre oscila entre as espécies e os locais em que as plantas estão crescendo. O estágio sucessional em que as plantas estão desenvolvendo-se e sua consequente disponibilidade de luz podem desencadear respostas diferentes de crescimento da folha. Plantas expostas a locais mais abertos podem apresentar uma expansão mais rápida. No Brasil, *Didymochlaena truncatula*, crescendo no Nordeste do país, expandiu no primeiro mês 1,31 cm dia^{-1} (Farias et al., 2015) e *Rumohra adiantiformis*, na região Sul, expandiu até 1,39 cm dia^{-1} (Lehn et al., 2002). As espécies arborescentes já monitoradas parecem

manter um padrão de crescimento similar nos três primeiros meses (tabela 3). Normalmente, o que se observa para essas samambaias é que o primeiro mês apresenta o maior aumento, seguido do segundo e do terceiro mês, com uma diminuição da expansão gradativamente. Das espécies arborescentes monitoradas, existe um decréscimo médio, do primeiro para o segundo mês, de 2 cm dia^{-1} e, do segundo para o terceiro mês, de mais 1,5 cm dia^{-1}, em média.

Tabela 3: Expansão foliar de samambaias arborescentes nos três primeiros meses monitorados, crescimento do cáudice e estimativa de idade para um cáudice de 1 metro de altura

Espécie	Expansão foliar (cm dia-1)			Crescimento do cáudice (cm ano-1)	Estimativa de idade (cáudice 1m)
	1º mês	2º mês	3º mês		
Alsophila setosa[1]	5,38	1,24	0,09	6,32	16 anos
Cyathea atrovirens[2]	2,53	1,5	0,29	1,73	58 anos
Cyathea corcovadensis[3]	4,13	2,69	1,62	6,63	15 anos
Cyathea delgadii[4]	3,13	1,14	0,14	4,65	22 anos
Dicksonia sellowiana[5]	3,45	3,31	0,28	4,78	21 anos
Cyathea praecincta[6]	5,4	2,17	0,39	-	-

Fonte: [1]Schmitt e Windisch (2006b), [2]Schmitt e Windisch (2012), [3]Neumann et al. (2014), [4]Schmitt e Windisch (2007), [5]Schmitt et al. (2009) [6]Silva et al. (2019).

2.5. Crescimento do cáudice

Estimar o quanto as plantas crescem em um determinado período de tempo também é uma maneira de monitorar o seu desenvolvimento. Apesar de apresentarem somente tecidos primários e condução de água por traqueídes, podem-se encontrar samambaias arborescentes com tamanhos variados em um sub-bosque, sendo que algumas podem alcançar até mesmo o dossel da floresta (Schmitt e Windisch, 2006a). O crescimento do cáudice nas samambaias arborescentes comporta-se da mesma maneira do crescimento das folhas, existindo uma grande variação interespecífica e em razão das variações das condições ambientais de cada local em que estão inseridas (tabela 2). Há uma tendência de espécies de florestas secundárias crescerem em média três vezes mais do que espécies localizadas em florestas primárias, como, por exemplo *Cyathea delgadii* Sternb., que também ocorre em território brasileiro e cresceu 21,3 cm por ano, em floresta primária, e

81,9 cm por ano, em floresta secundária, na Costa Rica (Bittner e Breckle, 1995). No sul do Brasil, essa mesma espécie cresceu 4,65 cm por ano (tabela 2) (Schmitt e Windisch, 2007). *Cyathea atrovirens* monitorada em dois locais no sul do Brasil cresceu cerca de três vezes mais em local aberto (Lehn e Leuchtenberger, 2008) do que em floresta secundária (Schmitt e Windisch, 2012). Essa diferença entre o crescimento de hábitats distintos pode estar relacionada a uma pressão competitiva entre as espécies, que é maior nos tipos florestais secundários e fazem com que essas plantas sejam estimuladas a crescer mais rapidamente. Associado a isso, o fato de uma planta crescer em hábitat secundário possibilita receber maior intensidade de luz penetrante devido à descaracterização da formação vegetacional original na qual está inserida. A altura da planta também pode afetar o seu próprio crescimento, pois, se ela está localizada no interior florestal, quanto menor for a sua altura, menor será sua capacidade de interceptar luz (Mehltreter e García-Franco, 2008). A fenologia de três espécies no sul do Brasil corroborou essas informações, uma vez que os indivíduos mais altos de *Cyathea delgadii* apresentaram o maior crescimento do cáudice (Schmitt e Windisch, 2007), assim como os de *Blechnum brasiliense* Desv. *Neoblechnum brasiliense* (Desv.) Gasper & V. A. O. Dittrich (Franz e Schmitt, 2005) e indivíduos mais altos de *Alsophila setosa* produziram mais folhas (Schmitt et al., 2003). *Cyathea delgadii* também apresentou o mesmo comportamento de indivíduos mais altos produzirem mais folhas no Centro-Oeste do país (Lehn e Resende, 2007).

2.6. Estimativa de idade

O conhecimento sobre a idade de uma samambaia pode, indiretamente, revelar o tempo de um fragmento florestal e, associada a outras técnicas, tornar-se uma ferramenta para obter informações sobre o remanescente no qual ocorre. Então, como descobrir há quanto tempo uma samambaia arborescente está presente em uma floresta? Como saber quanto tempo uma planta de 4 metros de altura leva para atingir esse tamanho? Existem duas formas de estimar a idade dessas plantas.

A primeira delas é uma estimativa em relação ao comprimento total do cáudice e o quanto em média ele cresceu em altura durante um ano. Para conseguir estabelecer essa razão, é necessário um monitoramento anual das plantas. A segunda maneira de estimar a idade é a partir do número total de folhas já formadas por aquele indivíduo em relação à média de produção de folhas ao longo de um

ano. Para saber a quantidade de folhas que um indivíduo já produziu durante toda a sua vida é necessário realizar uma contagem dos vestígios ou cicatrizes foliares presentes no seu cáudice. Enquanto se realiza a contagem, pode-se marcar a cicatriz foliar de alguma forma para que ela não seja recontada. Muitos cáudices podem ficar cobertos por raízes adventícias e por plantas epifíticas, o que pode dificultar a identificação das cicatrizes foliares durante a contagem, sendo necessário excluir os indivíduos com essa característica da amostra.

Embora essas sejam maneiras de estimar a idade de uma planta, o valor não é exato. Um dos motivos de a estimativa ser uma aproximação da idade é a falta de conhecimento que se tem sobre o tempo que determinada samambaia gasta entre o estabelecimento do esporófito e a formação de um cáudice que apresente as cicatrizes foliares que surgem e aparecem com a renovação foliar ao longo da sua vida. Outro fator que influencia a estimativa de idade é a origem reprodutiva das plantas, que pode apresentar desenvolvimento mais rápido se for formada de maneira assexuada do que as de origem sexuada (Schmitt e Windisch, 2006a).

Além disso, o crescimento total do cáudice durante o ano aumenta na mesma proporção do espaçamento foliar, que, por sua vez, está relacionado ao maior alongamento da base das folhas e ao distanciamento entre elas (Ash, 1987). À medida que as plantas se desenvolvem e ficam mais altas, podem apresentar folhas maiores, por terem cáudices mais desenvolvidos e poderem suportar maior massa foliar (Schmitt e Windisch, 2007). E, quando essas plantas alcançam maiores alturas, elas têm uma tendência a produzirem mais folhas, como é o caso da *Alsophila setosa* estudada no sul do Brasil, que demonstrou essa relação entre a altura e a produção de folhas quando seus cáudices são iguais ou maiores que 1,44 m produziram mais folhas que seus cáudices de, no máximo, 43cm (Schmitt e Windisch, 2006a). Uma possível explicação para isso, que não ocorre somente com a produção de folhas, mas também com a fertilidade e com a senescência, seria que as plantas maiores possuem maior capacidade de interceptar luz no sub-bosque, desenvolvendo mais folhas e sendo mais produtivas (Schmitt e Windisch, 2007).

A idade de uma planta de 4 metros de altura, por exemplo, pode ser estimada em 34 anos, por meio do método das cicatrizes foliares, e 63 anos, pelo método da proporção entre os crescimentos total e anual do cáudice, como foi demonstrado para *Alsophila setosa*. Para esse estudo, a estimativa de idade mais realística foi a de 34 anos, porque o registro fotográfico pretérito para o fragmento em que essas plantas estavam crescendo indicou que ele possuía, aproximadamente, 43 anos (Schmitt e Windisch, 2006a).

3. Considerações finais

Diante dessas informações sobre o que é a fenologia, de que maneira ela pode ser estudada e as informações que são possíveis conhecer por meio dela, podemos compreender a importância dessa área dentro da ecologia. Associado a isso, algumas metas podem ser realizadas para ampliar o conhecimento, como:

(1) Realizar o estudo fenológico também em laboratório;

Se tivermos uma população crescendo em ambiente com temperatura e fotoperíodo controlados, podemos separar a influência dessas duas variáveis na fenologia das plantas. Em ambiente natural, não é possível distinguir qual das duas variáveis está influenciando mais diretamente a fenologia das plantas, devido à autocorrelação que existe entre ambas.

(2) Conhecer o tempo gasto entre o estabelecimento do esporófito a partir do gametófito;

Quando se estima a idade de uma samambaia, está-se levando em consideração apenas o que pode ser contado em campo durante seu ciclo visível de vida. Sabendo-se quanto tempo a planta gasta entre a dispersão, a germinação de um esporo, a formação do gametófito e o estabelecimento do esporófito, pode-se ter mais precisamente há quantos anos a planta se desenvolve em um ambiente.

(3) Monitorar a fenologia das samambaias e licófitas a longo prazo;

Obter um banco de dados com informações fenológicas e climáticas durante vários anos é fundamental para compreender como as pequenas alterações climáticas afetam a fenologia, principalmente para esse grupo de plantas perenes de relativa vida longa, que são sensíveis e têm respondido de forma efetiva aos estímulos ambientais.

(4) Explorar as respostas fenológicas das comunidades de samambaias;

Considerando que, no Brasil, existem 1410 espécies de samambaias e licófitas (Samambaias e Licófitas, 2023), apenas cerca de 2% delas apresentam informações fenológicas em nível populacional publicadas. Adicionalmente, o estudo da fenologia de comunidades deve ser estimulado, principalmente pela resposta que essas plantas em conjunto podem revelar em relação a diferentes fatores ambientais (Müller et al., 2019). Novos estudos têm focalizado o grande potencial da fenologia no contexto de fragmentação e mudanças climáticas (Morelatto et al., 2013), sendo que samambaias e licófitas são especialmente favoráveis para a sua realização, porque, de modo geral, são mais sensíveis às variações de clima.

Agradecimentos

À Universidade Feevale, pela infraestrutura. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa à primeira autora, e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsa produtividade (PQ 312908/2020-2) ao segundo autor. Ao biólogo Fernando Bertoldi de Oliveira, pelo desenho da figura 6.

Referências

Ash, J. "Demography of *Cyathea hornei* (Cyatheaceae), a tropical tree-fern from Fiji". *Australian Journal of Botany*, 1987, 35 (3), p. 331-342.

Barrington, D.S. "Ecological and historical factors in fern biogeography". *Journal of Biogeography*, 1993, 20 (3), p. 275-280.

Bencke, C. C. e Morellato, L. P. C. "Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no Sudeste do Brasil". *Revista Brasileira de Botânica,* 2002, 25 (2), p. 237-248.

Bittner, J. e Breckle, S. W. "The growth rate and age of tree fern trunks in relation to habitats". *American Fern Journal*, 1995, 85 (2), p. 37-42.

Coley, P. D. e Barone, J. A. "Herbivory and plant defenses in tropical forests". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1996, 27 (1), p. 305-335.

Darwin, C. "Modified circumnutation: sleep or nyctitropic movements, their use: sleep of cotyledons". In Darwin, C. *The power of movement in plants*. London: John Murray, 1880, p. 120-136.

Farias, R. P. e Xavier, S. R. S. "Fenologia e sobrevivência de três populações de samambaias em remanescente de Floresta Atlântica Nordestina, Paraíba, Brasil". *Biotemas*, 2011a, 24 (2), p. 13-20.

Farias, R. P. e Xavier, S. R. S. "Aspectos fenológicos de Thelypteris interrupta (Willd.) K. Iwats. (Thelypteridaceae) na Floresta Atlântica Nordestina, Paraíba, Brasil". *Biotemas*, 2011b, 24 (2), p. 91-96.

Farias, R. P. et al. "Phenological studies of selected leaf and plant traits of *Didymochlaena truncatula* (Dryopteridaceae) in a Brazilian submontane tropical rainforest". *Nordic Journal of Botany*, 2015, 33 (2), p. 249-255.

Farias, R. P. e Xavier, S. R. S. "Fenologia foliar de *Blechnum serrulatum* Rich. (Blechnaceae) em remanescente de Floresta Atlântica no estado da Paraíba, Brasil". *Pesquisas, Botânica*, 2013a, 64, p. 297-306.

Farias, R. P. e Xavier, S. R. S. "Aspectos fenológicos de *Phlebodium decumanum* (Willd.) J.SM. (Polypodiaceae) em um fragmento urbano de Floresta Atlântica no estado da Paraíba". *Revista Nordestina de Biologia*, 2013b, 21 (2), p. 71-78.

Farias, R. P. et al. "Leaf phenology of *Danaea geniculata* (Marattiaceae) in a Submontane Tropical Forest, Brazil". *American Fern Journal*, 2018, 108 (2), p. 35-46.

Fournier, L. A. "Un metodo cuantitativo para la medición de caracteristicas fenológicas en arboles". *Turrialba*, 1974, 24 (4), p. 422-423.

Fournier, L. A. e Charpantier, C. "El tamaño de la muestra y la frequencia de las observaciones en el estudio de las caracteristicas fenológicas de los arbores tropicales". *Turrialba*, 1975, 25 (1), p. 45-48.

Frankie, G. W. et al. "Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica". *Journal of Ecology*, 1974, 62 (3), p. 81-919.

Franz, I. e Schmitt, J. L. "*Blechnum brasiliense* Desv. (Pteridophyta, Blechnaceae): estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporofítica". *Pesquisas, Botânica*, 2005, 56, p. 173-184.

Johansson, D. R. "Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest". *Acta Phytogeographyca Suecica*, 1974, 59, p. 1-136.

Kersten, R. A. e Waechter, J. L. "Métodos quantitativos no estudo de comunidades epifíticas". In Felfili-Fagg. et al. (Eds.). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de caso*. Viçosa: Editora UFV, 2011, p. 231-254.

Kikuzawa, K. e Lechowicz, M. J. "Leaves: Evolution, Ontogeny, and Death". In Kikuzawa, K. e Lechowicz, M. J. *Ecology of Leaf Longevity*. Ecological Research Monographs: Springer, 2011, p. 7-21.

Lee, P. H. et al. "Fern Phenology". In Fernández, H. (Ed.) *Current Advances in Fern Research*. Cham: Springer, 2018, p. 381-399.

Lee, P. H. et al. "Phenology of 16 species of ferns in a subtropical forest of northeastern Taiwan". *Journal of Plant Research*, 2009, 122 (1), p. 61-67.

Lehn, C. R. e Leuchtenberger, C. "Resistência ao fogo de uma população de *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) no estado do Rio Grande do Sul, Brasil". *Biotemas*, 2008, 21 (3), p. 15-21.

Lehn, C. R. e Resende, U. M. "Estrutura populacional e padrão de distribuição espacial de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) em uma Floresta Estacional Semidecidual no Brasil Central". *Revista Biociências*, 2007, 13 (3-4), p. 189-195.

Lehn, C. R. et al. "Aspectos do desenvolvimento vegetativo de *Rumohra adiantiformis* (Forst.) Ching (Pteridophyta/Dryopteridaceae), em condições naturais". *Revista Estadual*, 2002, 25 (2), p. 21-28.

Lieth, H. "Introduction to phenology and the modeling of seasonality". In Lieth, H. (Ed.). *Phenology and seasonality modeling*. Ecological Studies: Berlin-Springer-Verlag, 1974, p. 3-19.

Marques, M. C. M., 2007. "Fenologia no limite sul da região tropical: padrões e algumas interpretações". In Rego, G. M. et al. *Fenologia: ferramenta para conservação, melhoramento e manejo de recursos vegetais arbóreos*. Paraná: Embrapa Florestas, 2007, p. 101-112.

Mehltreter, K. "Leaf phenology of the climbing fern *Lygodium venustum* in a semideciduous lowland forest on the Gulf of Mexico". *American Fern Journal*, 2006, 96, p. 21-30.

Mehltreter, K. e Garcia-Franco, J. G. "Leaf phenology and trunk growth of the deciduous tree fern *Alsophila firma* (Baker) D. S. Conant in a lower montane Mexican forest". *American Fern Journal*, 2008, 98 (1), p. 1-13.

Mehltreter, K. e Palacios-Rios, M. "Phenological studies of *Acrostichum danaeifolium* (Pteridaceae, Pteridophyta) at mangrove site on the Gulf of México". *Journal of Tropical Ecology*, 2003, 19 (2), p. 155-162.

Mehltreter, K. e Sharpe, J. M. "Causes and consequences of the variability of leaf lifespan of ferns". *Fern Gazette*, 2013, 19 (6), p. 193-202.

Moran, R. C. *A natural history of ferns*. Portland Oregon: Timber Press, 2004.

Morellato, L. P. C. et al. "Applications of Circular Statistics in Plant Phenology: a case studies approach". In Keatley, M. e Hudson, I. L. (Org.). *Phenological Research: methods for environmental and climate change analysis*. 1. ed. Springer, 2010, p. 357-371.

Morellato, L. P. C. et al. 2013. "A review of Plant Phenology in South and Central America". In Schwartz, M. D. (Ed.). *Phenology: an integrative environmental science,* 2. ed. Springer, 2013, p. 91-113.

Morellato, L. P. C. et al. "Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semi-decídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo". *Revista Brasileira de Botânica*, 1989, 12, p. 85-98.

Müller, A. et al. "Neotropical ferns community phenology: climatic triggers in subtropical climate in Araucaria forest". *International Journal of Biometeorology*, 2019, 63 (2), p. 1393-1404.

Müller, A. et al. "Efeitos climáticos sobre a fenologia de *Lindsaea lancea* (L.) Bedd. (Lindsaeaceae) em fragmento de floresta atlântica no sul do Brasil". *Interciencia,* 2016, 41 (1), p. 34-39.

Neumann, M. K. et al. "Phenology, caudex growth and age estimation of *Cyathea corcovadensis* (Raddi) Domin (Cyatheaceae) in a subtropical forest in southern Brazil". *Acta Botanica Brasilica*, 2014, 28 (2), p. 274-280.

Padoin, T. O. H. et al. "Fenologia de *Blechnum acutum* (Desv.) Mett. (Blechnaceae) em Floresta Atlântica Subtropical". *Revista Brasileira de Geografia Física*, 2016, 9 (6), p. 1644-1656.

PPG I. "A community-derived classification for extant lycophytes and ferns". *Journal of Systematics and Evolution*, 2016, 54, p. 561–603.

Puppi, G. "Origin and development of phenology as a science". *Italian Journal of Agrometeorology*, 2007, 3, p. 24–29.

Ranal, M. A. "Estabelecimento de pteridófitas em Mata Mesófila Semidecídua do estado de São Paulo. 3. Fenologia e sobrevivência dos indivíduos". *Revista Brasileira de Biologia*, 1995, 55 (4), p. 777-787.

"Samambaias e Licófitas". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB128483>. Acesso em: 10 mar. 2023.

Schmitt, J. L. e Windisch, P. G. "Relação entre o comprimento do estípete, produção de frondes e tamanho do cáudice, em *Alsophila setosa* Kaulf. (Pteridophyra, Cyatheaceae)". *Pesquisas, Botânica*, 2003, 53 (1), p. 55-63.

Schmitt, J. L. e Windisch, P. G. "Aspectos ecológicos de *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae, Pteridophyta) no Rio Grande do Sul, Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2005, 19 (4), p. 859-865.

Schmitt, J. L. e Windisch, P. G. "Growth rates and age estimates of *Alsophila setosa* Kaulf. in southern Brazil". *American Fern Journal*, 2006a, 96 (4), p. 103-111.

Schmitt, J. L. e Windisch, P. G. "Phenological aspects of frond production in *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae: Pteridophyta) in southern Brazil". *Fern Gazette*, 2006b, 17 (5), 263-270.

Schmitt, J. L. e Windisch, P. G. "Estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporofítica de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae, Monilophyta) no Sul do Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2007, 21 (3), p. 731-740.

Schmitt, J. L. e Windisch, P. G. "Caudex growth and phenology of *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) in secondary forest, southern Brazil". *Brazilian Journal of Biology*, 2012, 72 (2), 397-405.

Schmitt, J. L. et al. "Crescimento do cáudice e fenologia de *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae) no sul do Brasil". *Acta Botanica Brasilica*, 2009, 23 (1), p. 289-291.

Seghieri, J. et al. "Plant phenology in relation to water availibility: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon". *Journal of Tropical Ecology*, 1995, 11(2), p. 237-254.

Sharpe, J. M. e Mehltreter, K. "Ecological insights from fern population dynamics". In Mehltreter, K. et al. (Eds.). *Fern Ecology*. New York: Cambrigde University Press, 2010, p. 61-102.

Sharpe, J. M. et al. "Ecological importance of ferns". In Mehltreter, K. et al. (Eds.). *Fern Ecology*. New York: Cambrigde University Press, 2010, p. 1-18.

Silva, M. M. et al. "Leaf phenological traits of the tree fern *Cyathea praecincta* (Cyatheaceae) in a Brazilian lowland tropical forest". *Australian Journal of Botany*, 2019, 66 (8), p. 618-627.

Souza, K. R. M. S. et al. "Fenologia de *Anemia tomentosa* (Sav.) Sw. var. *anthriscifolia* (Schrad.) Mickel em fragmento de Floresta Semidecídua, Nazaré da Mata, Pernambuco, Brasil". *Revista Brasileira de Biociências*, 2007. 5, p. 486-488.

Souza, K. R. M. S. et al. "Fenologia de três espécies de *Adiantum* L. (Pteridaceae) em fragmento de Floresta Atlântica no estado de Pernambuco, Brasil". *Neotropical Biology and Conservation*, 2013, 8 (2), p. 96-102.

US/IBP Phenology Committee. Annual Report of the United States/International Biological Program Phenology Committee. Milwaukee: University of Wisconsin,1972.

Vianello, R. L. e Alves, A. R. *Meteorologia básica e aplicações*. Viçosa: Editora UFV, 2012.

Windisch, P. G. e Pereira-Noronha, M. "Notes on the ecology and development of *Plagiogyria fialhoi*". *American Fern Journal*, 1983, 73 (3), 79-84.

Zuquim, G. et al. *Guia de samambaias e licófitas da REBIO Uatumã – Amazônia Central*. Manaus: Attema Design Editorial, 2008.

Fonte: L. Sylvestre.

Capítulo 10
Ecofisiologia de samambaias

Áurea Maria Randi

1. Introdução

As samambaias e licófitas atingiram um elevado nível de diversidade e abundância entre os períodos Carbonífero a Jurássico, de 300 a 150 milhões de anos atrás (Skog, 2001). E continuam até nossos dias, o que nos leva a indagar como conseguiram sobreviver por períodos tão longos. Essas plantas encantam e desafiam pesquisadores por apresentarem ampla distribuição mundial e por terem desenvolvido adaptações marcantes aos mais diversos habitats, de acordo com Mehltreter et al. (2010). São encontradas nos mais distintos ambientes, exibindo enorme biodiversidade. Muitas ocorrem em ambientes extremos, apresentando adaptações morfofisiológicas e tolerância à dessecação, ao estresse salino, ao acúmulo de metais no solo, além de atuar como hiperacumuladoras; outras apresentam alta habilidade competitiva, ocorrendo como invasoras (Rathinasabapathi, 2006). Por possuírem esporos muito pequenos, geralmente dispersos pelo vento, além da possível autofertilização e reprodução vegetativa dos gametófitos, foi possível às samambaias colonizarem e se reproduzirem com sucesso até mesmo em ilhas oceânicas distantes (Kessler, 2010). Nas samambaias e nas licófitas, a formação dos esporos é o início dos processos que produzirão o gametófito. Essas plantas podem ser homosporadas ou heterosporadas. As homosporadas produzem apenas um tipo de esporângio e um único tipo de esporo que, geralmente, origina um gametófito de vida livre. As heterosporadas, por sua vez, produzem dois tipos de esporos: megásporos, que originam gametófitos femininos, e micrósporos, que produzem os gametófitos masculinos (Raghavan, 2005). Em um trabalho de revisão, Suo et al. (2015) constataram que a germinação de esporos de mais de 200 espécies de

samambaias, pertencentes a 52 gêneros de 25 famílias, é afetada por diversos fatores ambientais, incluindo luz, gravidade, hormônios (giberelinas, anteridiogênio, ácido abscísico, ácido jasmônico e etileno), temperaturas e disponibilidade de nutrientes. Assim, os fatores abióticos que influenciam a germinação de esporos serão alguns dos temas de estudo deste capítulo, bem como algumas respostas de adaptações de gametófitos e esporófitos ao ambiente e ao estresse abiótico.

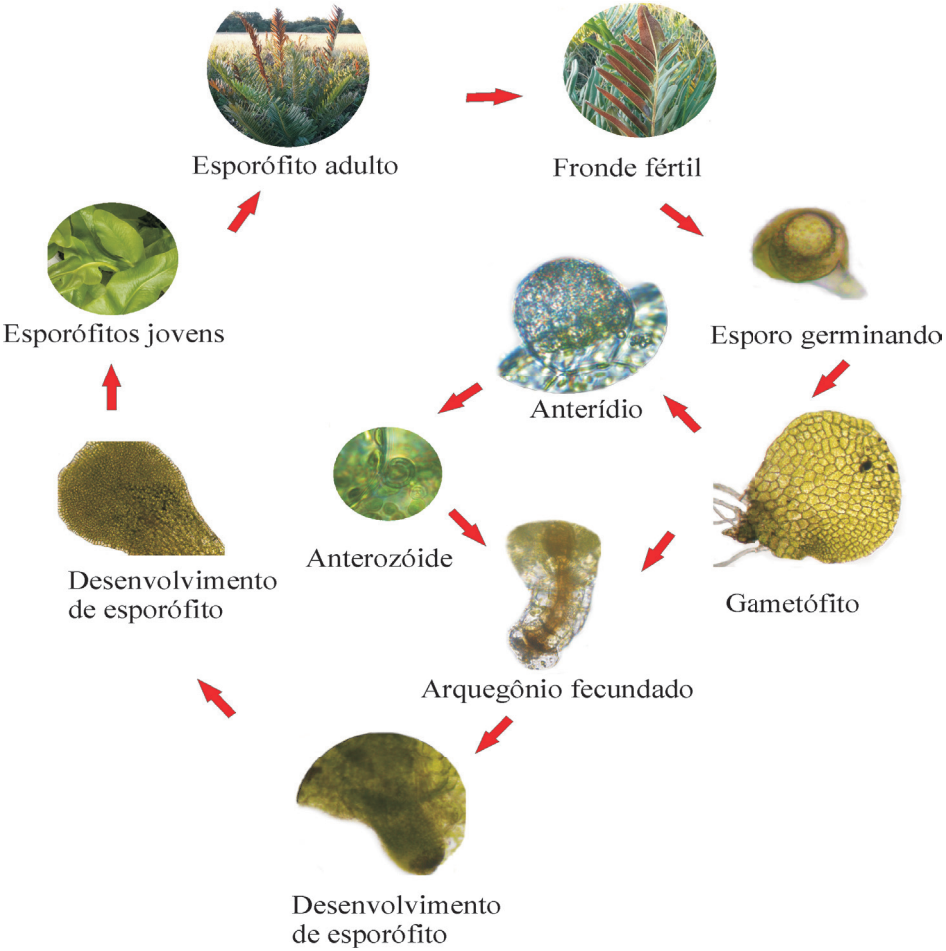
2. Ciclo de vida e alternância de gerações

Os esporófitos (2n) constituem a geração de longa vida das samambaias e licófitas, que produzem os esporos haploides (n). Estes germinam e produzem pequenos gametófitos também haploides, que podem ser cordiformes quando adultos, sendo conhecidos também como protalos. Ao atingirem a maturidade sexual, os gametófitos passam a produzir os anterídios que produzem os gametas masculinos (anterozoides) e os arquegônios que produzem os gametas femininos (células ovo ou oosferas). Os anterozoides são liberados dos anterídios, são flagelados e se movem em rotação ao encontro de arquegônios. O processo pode ocorrer por fecundação cruzada, em que participam diferentes gametófitos, ou por autofecundação, quando os gametas masculinos do mesmo gametófito fecundam os gametas femininos. O ciclo de vida da samambaia homosporada *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch. (Pteridaceae), ocorrente nos manguezais, foi elaborado a partir da germinação de esporos em laboratório (figura 1). No ciclo de vida de *A. danaeifolium,* observa-se um esporófito adulto apresentando folhas férteis. Os esporângios encontram-se na face abaxial da folha fértil, em meio a uma densa camada de tricomas, formando uma superfície que se assemelha a um tapete de cor marrom-avermelhada. Utilizando-se material fresco, observa-se, em microscopia de luz, um esporo em germinação, com quatro dias de cultivo, exibindo a primeira célula protonemal ou protalial e um rizoide. Os esporos germinados originam gametófitos que, quando maduros, podem produzir anterídios e arquegônios. A maturidade dos gametófitos é bastante diversificada, sendo que algumas espécies podem produzir gametófitos femininos, masculinos, hermafroditas ou mesmo assexuados. Em *A. danaeifolium*, os gametófitos produziram tanto anterídios como arquegônios, que foram observados aos dois meses de cultivo. Anterozoides foram registrados fotograficamente em microscopia de luz após 77 dias de cultivo. Esporófitos foram registrados fotograficamente em microscopia de luz aos 85 dias de cultivo (figura 1).

3. Germinação de esporos

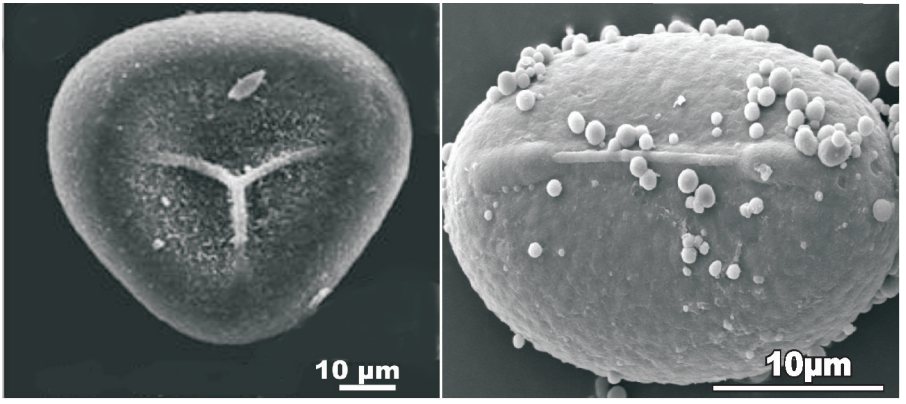
Os esporos são unicelulares, muito leves (menos de 0,01mg) e medem alguns micrômetros. São geralmente dispersos pelo vento. Podem ser bilaterais ou monoletes, quando apresentam uma abertura linear na face proximal, ou triletes (tetraédricos), quando apresentam abertura na face proximal dividida em três partes (Raghavan, 2005; Sharpe, 1997). Os esporos de *A. danaeifolium* são triletes, enquanto os esporos de *Pleopeltis lepidopteris* (Langsd. & Fisch) de la Sota (Polypodiaceae) são monoletes (figura 2). Esporos podem ter a coloração branca, amarelada, amarela, alaranjada, cinza, marrom ou preta (Raghavan, 2005).

Figura 1: Ciclo de vida de uma samambaia homosporada: *Acrostichum danaeifolium*



Fonte: adaptado de Fonini (2015).

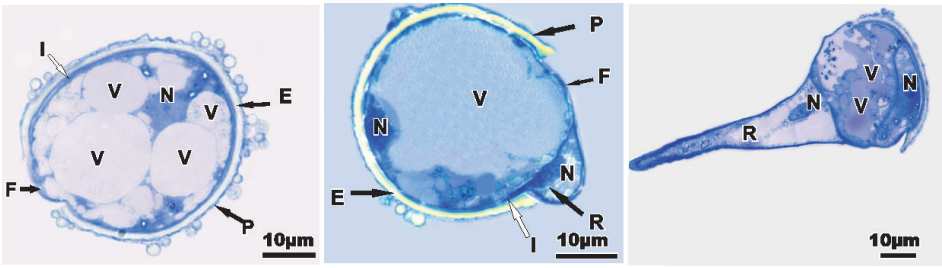
Figura 2: Imagens em microscopia eletrônica de varredura (MEV) de esporos de *Acrostichum danaeifolium* (triletes à esquerda) e *Pleopeltis lepidopteris* (monoletes à direita)



Fonte: Freitas, 2012; Filipin, 2015.

Uma das partes mais diferenciadas e permanentes de um esporo é sua parede celular que reveste o protoplasma (Raghavan, 2005). A parede geralmente é constituída por duas camadas: o endósporo interno, ou intina, e o exósporo externo, ou exina. A intina é uma fina camada sobre a membrana plasmática do esporo e tem natureza celulósica. A exina é a camada mais resistente da parede celular, formada de polímero, contendo carotenoides, conhecido como esporopolenina. A parede pode ser ornamentada e, frequentemente, é utilizada na caracterização taxonômica das samambaias. Em alguns casos, ocorre uma terceira camada, a perina ou perisporo, apresentando-se como um fino envelope de natureza polissacarídica, que forma uma mucilagem durante a embebição do esporo (Raghavan, 2005). A parede celular dos esporos de *P. lepidopteris* mostrou três nítidas camadas: a intina, que apresentou reação metacromática forte; a exina, que não reagiu; e a perina, que reagiu mais fracamente ao corante azul de toluidina (AT-O) (figura 3).

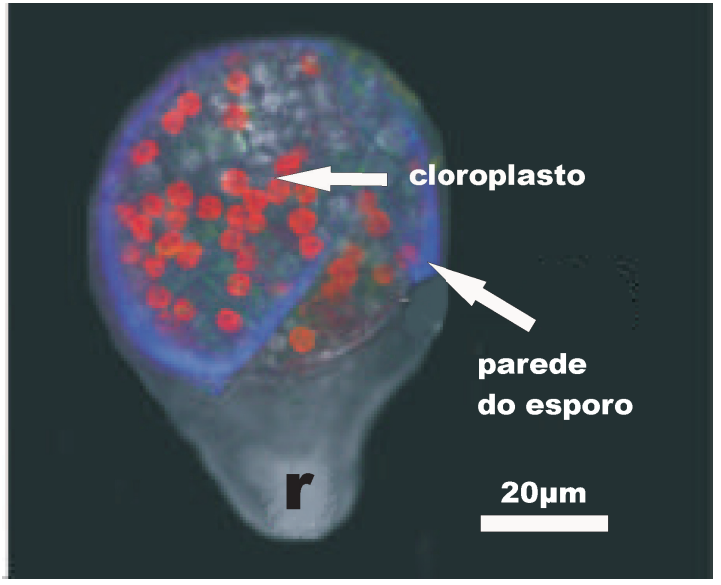
Figura 3: Secções transversais e longitudinais em microscopia de luz e reação ao corante Azul de Toluidina, de esporos de *Pleopeltis lepidopteris* com quatro dias de cultivo. E- exina, F- fissura, I- intina, P- perina, N- núcleo, R- rizoide, V- Vacúolos com glóbulos de lipídios



Fonte: Filipin 2015.

Os esporos germinam ao receberem condições adequadas no ambiente. Raghavan (2005) comentou que, durante a germinação de esporos, a primeira divisão celular origina duas células distintas, um rizoide e uma célula protonemal, que estabelecem a polaridade gametofítica. O primeiro sinal do estabelecimento da polaridade é a migração do núcleo da célula protonemal para o polo proximal; o núcleo do rizoide fica confinado à sua base, como mostrado na figura 3, durante a germinação de esporos de *P. lepidopteris*. Outra característica marcante do início da germinação de esporos é o desenvolvimento de cloroplastos na célula protonemal, como foi observado em imagens de esporos de *A. danaeifolium* aos quatro dias de cultivo, obtidas por meio de microscópio confocal de varredura a laser (MCVL) (figura 4). A parede do esporo mostrou autofluorescência azul devido à presença de carotenoides (esporopolenina) e os cloroplastos apresentaram autofluorescência vermelha devido às clorofilas. A autofluorescência é a emissão de fótons de luz com comprimentos de onda maiores do que os comprimentos de onda de excitação. O rizoide apresentou-se hialino.

Figura 4: Imagem em microscopia confocal de varredura a laser (MCVL) de um esporo de *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch em início de germinação, com quatro dias de cultivo, apresentando autofluorescência azul na parede do esporo e autofluorescência vermelha nos cloroplastos. A excitação foi realizada com o uso de três lasers: laser de diodo azul/violeta (405 nm), laser de íon argônio (458 nm, 476 nm, 488 nm, 496 nm e 514 nm) e laser de hélio e neônio (543nm, 594 nm e 633 nm). r=rizoide



Fonte: Freitas, 2012.

3.1. Influência de fatores abióticos na germinação de esporos e desenvolvimento gametofítico

3.1.1. O fator luz

A influência da luz na germinação de esporos de samambaias e licófitas é conhecida desde os anos 50 do século passado (Mohr, 1956). Miller (1968) mostrou que, entre 88 espécies estudadas, apenas sete possuíam esporos capazes de germinar no escuro. As respostas de esporos à luz são complexas e heterogêneas. A germinação dos esporos é regulada pela luz desde a mitose, que está sob controle dos fitocromos (PHYs) e crioptocromos (CRYs) (Furuya et al., 1997).

Filippini et al. (1999) observaram que esporos de *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae) cultivados durante 15 dias sob luz branca contínua produziram gametófitos planos e bidimensionais, mostrando em média cinco células protonemais e dois rizoides, enquanto os crescidos sob luz vermelha mostraram apenas uma célula protonemal filamentosa e um rizoide. No mesmo trabalho, verificaram também que, quanto maior o número de horas diárias de luz, maior foi a porcentagem de germinação. A maioria das espécies de samambaias da flora brasileira, já estudadas, mostraram esporos que germinaram na presença de luz (tabela 1). Poucas espécies germinaram também no escuro, como foi o caso de *Pleopletis pleopeltifolia* (Raddi) Alston e *Pleopeltis polypodioides* (L.) Andrews & Windham (Polypodiaceae) (Esteves e Felippe, 1985).

A intensidade luminosa também é fator determinante para a germinação de esporos fotossensíveis e para o estabelecimento e a sobrevivência dos gametófitos. Em testes realizados em Florianópolis, cujo clima é classificado como Cfa (subtropical úmido), de acordo com Köppen, as menores porcentagens de germinação de *D. sellowiana* foram obervadas para esporos cultivados sob 43% da luz solar (66,75%) e sob 2% da luz solar (62,75%); a maior porcentagem de germinação foi obtida sob 5% e 20% da luz solar em testes a campo realizados no outono (Fillipini et al., 1999; Renner e Randi, 2004). O efeito de 72, 54, 17 e 9 % da luz solar sobre a germinação de esporos de *Rumohra adiantiformis* (G.Forst.) Ching (Dryopteridaceae), em condições ambientais em Florianópolis, foi analisado nos meses de março, abril e agosto de 2000. Em março, a germinação foi totalmente inibida sob 72 e 54% da luz solar e parcialmente inibida sob 17% da luz solar. As mais altas porcentagens de germinação (média de 97%) foram sempre observadas sob 9% de luz solar (Brum e Randi, 2002). O efeito dos níveis de luz na germinação de esporos de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) e de *Neoblechnum brasiliense* Gasper & V.A.O. Dittrich (Blechnaceae) foi analisado em abril e em junho/2003, em Florianópolis. Semelhantemente aos resultados encontrados para as outras espécies citadas, as maiores porcentagens de germinação foram observadas sob 5% e 22% de luz solar para ambas as espécies. A germinação de esporos de *C. delgadii* sob 22% de luz atingiu 76%, e a 5% atingiu 83,5%; a germinação de *Neoblechnum brasiliense* sob 22% de luz atingiu 76%, e a 5% de luz solar atingiu 84% (Hiendlmeyer e Randi, 2007). Durante os períodos dos testes, as densidades de fluxo de fótons medidas às 14:00 horas variaram em abril de 12 a 64 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (5% de luz), de 55 a 284 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (22% de luz), de 163 a 542 μmol $m^{-2}s^{1}$ (42% de luz) e de 241 a 800 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (62% de luz). Em

julho, variaram de 6 a 49 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (5% de luz); de 28 a 215 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (22% de luz), de 53 a 411 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (42% de luz) e de 78 a 606 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (62% de). Observou-se que os maiores níveis de luz inibiram parcialmente a germinação, e os gametófitos originados morreram no decorrer do período de teste. O efeito de diferentes níveis de luz solar em Florianópolis (54, 38, 22 e 8%), entre novembro e dezembro de 2006, foi também analisado na germinação de *P. lepidopteris* e as maiores porcentagens de germinação ocorreram a 22% e 8% da luz solar, com cerca de 25% de esporos germinados (Viviani et al., 2008). Observou-se degradação de substâncias de reservas em gametófitos provenientes de esporos que germinaram sob 54% de luz solar; sob 8% de luz solar, os gametófitos laminares foram observados (Viviani et al., 2008).

Tabela 1: Algumas espécies de samambaias da Flora Brasileira cujos esporos germinam na presença de luz

Espécie	Família	Referência
Acrostichum danaeifolium Langsd & Fisch.	Pteridaceae	Randi, 1996
Adiantum serratodentatum Willd.	Pteridaceae	Esteves e Felippe, 1985
Alsophila setosa Kaulf.	Cyatheaceae	Azevedo et al., 2008
Anemia flexuosa Sw.	Anemiaceae	Esteves e Felippe, 1985
Anemia raddiana Link	Anemiaceae	Esteves e Felippe, 1985
Blechnum glandulosum Kaulf. ex Link	Blechnaceae	Simabukuro et al., 1993
Campyloneurum phyllitidis (L.) Presl	Polypodiaceae	Simabukuro et al., 1993
Christella dentata (Forssk.) Browsey & Jermy	Thelypteridaceae	Colli e Takaki, 2000
Cyathea corcovadensis (Raddi) Domin	Cyatheaceae	Esteves et al., 1985 Felippe et al., 1989
Cyathea delgadii Sternb.	Cyatheaceae	Marcondes-Ferreira e Felippe, 1984
Dicksonia sellowiana Hook.	Dicksoniaceae	Filippini et al., 1999
Doryopteris concolor (Langsd. & Fisch.) Kuhn	Pteridaceaee	Colli e Perez, 1998 Esteves e Felippe, 1985

Gleichenella pectinata (Willd.) Ching	Gleicheniaceae	Santos et al.,2010.
Meniscium chrysodioides Fée	Thelypteridaceae	Simabukuro et al., 1993
Meniscium longifolium Desv.	Thelypteridaceae	Colli et al., 1998
Microgramma squamulosa (Kaulf.) de la Sota	Polypodiaceae	Esteves e Felippe, 1985
Neoblechnum brasiliense (Desv.) Gasper & V.A.O. Dittrich	Blechnaceae	Simabukuro et al., 1993
Pecluma robusta (Fée) M.Kessler & A.R.Sm.	Polypodiaceae	Simabukuro et al., 1993
Pleopeltis hirsutissima (Raddi) de la Sota	Polypodiaceae	Esteves e Felippe, 1985
Pleopeltis lepidopteris (Langsd. & Fisch.) de la Sota	Polypodiaceae	Viviani et al., 2008
Rumohra adiantiformis (G.Forst.) Ching	Dryopteridaceae	Brum e Randi, 2002
Saccoloma inaequale (Kunze) Mett.	Saccolomataceae	Hiendlemeyer e Randi, 2010
Serpocaulon fraxinifolium (Jacq.) A.R.Sm.	Polypodiaceae	Simabukuro et al., 1993
Serpocaulon latipes (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	Polypodiaceae	Esteves e Felippe, 1985

Azevedo et al. (2008) estudaram a germinação de esporos de *Alsophila setosa* Kaulf. e *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin sob diferentes intensidades luminosas: 150, 125, 100, 60 e 30 μmol $m^{-2}s^{-1}$ em fotoperíodo de 12 horas. As maiores porcentagens de germinação para *A. setosa* foram observadas sob 100 e 125 μmol $m^{-2}s^{-1}$ após nove dias de cultivo e para *C. atrovirens* sob 125 μmol $m^{-2}s^{-1}$ após seis dias de cultivo. Sob luz solar direta, a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) nas regiões tropicais é de cerca de 2000 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (900 W m^{-2}) no topo do dossel das florestas densas, mas pode ser de apenas 10 μmol $m^{-2}s^{-1}$ na base do dossel (Taiz e Zeiger, 2010). Portanto, as densidades de fluxo de fótons nas quais foram observadas as maiores porcentagens de germinação de *A. setosa* e de *C. atrovirens* (Azevedo et al. 2008) correspondem a menos do que 10% da densidade máxima que pode atingir o solo das florestas. Esses resultados estão de acordo com os obtidos para outras espécies em relação à germinação de esporos em diferentes densidades de fluxo de fótons.

Os esporos das espécies citadas apresentaram um comportamento muito semelhante em relação à intensidade luminosa. Altas intensidades luminosas nos meses de verão inibiram totalmente ou parcialmente a germinação dos esporos e o desenvolvimento gametofítico. Os esporos, assim que germinam, tornam-se estruturas fotossintetizantes, desenvolvendo-se em gametófitos, que são plantas pequenas, avasculares e desprovidas de proteção à desidratação. Essa resposta de maior germinação em menores intensidades luminosas deve garantir ao esporo a germinação em ambientes mais sombreados, cujas densidades de fluxo de fótons são bem mais baixas do que sob luz solar plena e cujas temperaturas são mais amenas, ou em períodos mais chuvosos, permitindo aos frágeis gametófitos uma boa disponibilidade de água para completar seu ciclo de vida. Os resultados encontrados para *P. lepidopteris* (Viviani et al., 2008) e *Rumohra adiantiformis* (Brum e Randi, 2002) são interessantes, já que essas espécies conseguem estabelecer-se nas restingas. De acordo com Scarano (2002), o ecossistema de restinga é único porque é composto por espécies que apresentam alta plasticidade ecológica, uma vez que colonizam, sobrevivem e crescem em solos secos, pobres em nutrientes e frequentemente submetidos à intensa radiação solar, sendo que poucas plantas de restinga são capazes de se estabelecer por meio de sementes na areia nua. De acordo com Scarano (2002), a estrutura e a colonização das restingas abertas necessitam de plantas pioneiras que facilitam a chegada e o estabelecimento de outras espécies. *P. lepidopteris* e *R. adiantiformis* parecem ser beneficiadas com as condições microambientais geradas pelas espécies pioneiras.

Os fluorímetros de amplitude modulada, comumente chamados de PAM, permitem realizar medições rápidas e precisas de diversos parâmetros fotossintéticos associados à fluorescência da clorofila *a*. A utilização dessa técnica permite a elaboração de curvas rápidas de luz (CRL), sendo que diferentes parâmetros são estimados a partir desses dados (White e Critchley, 1999; Ralph e Gademann, 2005): ETR_{max}, $\rangle_{ETR}$ e $ß_{ETR}$ que significam, respectivamente, taxa máxima de transporte de elétrons (ETR) entre fotossistema II e fotossistema I, eficiência da fotossíntese e fotoinibição (diminuição da fotossíntese causada pelas altas radiações). A radiação de saturação (E_k) é calculada como $E_k = ETR_{max} / \rangle_{ETR}$. Parâmetros fotossintéticos de gametófitos de *Acrostichum danaeifolium* com quatro meses de idade (Freitas, 2012) e de gametófitos de *Pleopeltis lepidopteris* de mesma idade (Filipin, 2015) foram analisados (tabela 2). Comparando-se as duas espécies, sendo a primeira de manguezais e a segunda de restingas, os gametófitos apresentaram taxas de transporte de elétrons diferentes, sendo a de *A. danaeifolium* mais do que

o dobro da de *P. lepidopteris*, enquanto a densidade saturante de fluxo de fótons (E_k) para a fotossíntese foi semelhante entre as duas.

Tabela 2: Parâmetros fotossintéticos a partir da fluorescência da clorofila *a* de gametófitos de *Acrostichum danaeifolium* e *Pleopeltis lepidopteris*

	Acrostichum danaeifolium	***Pleopeltis lepidopteris***
	Média ± desvio padrão	
⟩ ETR	0,16 ± 0,01	0,075 ± 0,01
ß ETR	0,09 ± 0,003	
ETR_{max} (µmol electrons $m^{-2}s^{-1}$)	24,0 ± 2,0	10, 29 ± 2, 51
E_k (µmol photons m^{-2} $s^{-1)}$	150,0 ± 13,0	136,05 ± 20,88

Fonte: Fonini, 2015; Filipin, 2015.

3.1.2. O fator temperatura

As temperaturas exercem forte influência sobre os efeitos da luz em esporos fotossensíveis. Haupt (1990) sugeriu que as temperaturas afetaram a germinação de esporos de *Dryopteris paleacea* (Sw.) Hand-Mazz (Dryopteridaceae) pela inibição da transdução de sinais mediados pelos fitocromos.

Marcondes-Ferreira e Felippe (1984) analisaram o efeito de diferentes temperaturas na germinação de *C. delgadii* e concluíram que a melhor temperatura para a germinação dessa espécie foi a de 25ºC, seguida de 20ºC; houve inibição parcial da germinação a 15ºC e 30ºC. Ranal (1999) estudou o efeito de temperaturas entre 15 e 30ºC em várias espécies da Floresta Atlântica do Estado de São Paulo e observou semelhantes porcentagens de germinação em todas as temperaturas testadas, para esporos de *Pleopeltis hirsutissimum*, *Pleopeltis latipes* e *Pteris denticulata* Sw. (Pteridaceae), mas maiores porcentagens de germinação foram encontradas entre 18 e 25ºC para *Microgramma lindbergii* (Mett.) de la Sota, *Microgramma squamulosa* e *Pleopeltis polypodioides* (Polypodiaceae). Para esporos de *Adiantopsis radiata* (L.) Fée (Pteridaceae) e *Pleopeltis pleopeltifolia*, as maiores porcentagens foram verificadas entre 21 e 29ºC.

Brum e Randi (2002) analisaram o efeito das temperaturas de 15, 20, 25 e 30 ºC na germinação de *R. adiantiformis*, e o menor tempo médio de germinação

foi observado a 25ºC. A germinação de esporos de *P. lepidopteris*, após 28 dias de cultivo, não diferiu entre 20 e 25ºC, mas foi drasticamente inibida a 30ºC (Viviani et al., 2008). Santos et al. (2010) observaram que a germinação de esporos de *Gleichenella pectinata* (Gleicheniaceae) foi maior a 25 ºC do que a 30ºC. Não houve diferença na germinação de esporos de *A. danaeifolium* nas temperaturas de 25 e 30ºC (Freitas, 2012) (figura 5).

Em revisão sobre a germinação de esporos, em resposta aos fatores ambientais, Suo et al. (2015) concluíram que a maioria das espécies listadas apresentou maiores porcentagens de germinação a 25ºC.

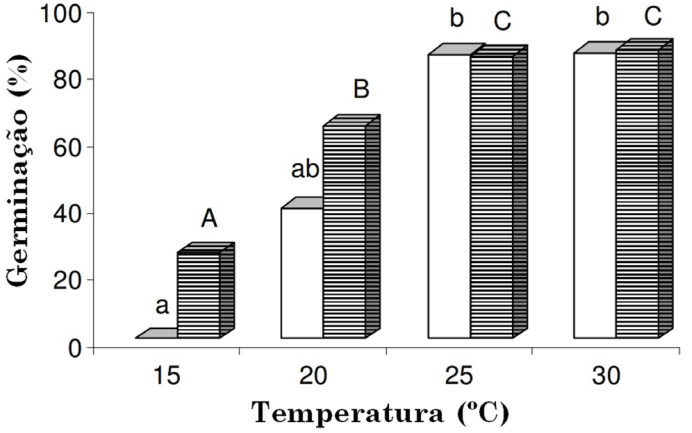
3.1.3. Os fatores nutrição mineral e pH

Os nutrientes minerais são fatores importantes para a germinação e o desenvolvimento de gametófitos. Em 1956, Mohr desenvolveu um meio de cultura para a germinação de esporos de samambaias, posteriormente modificado por Dyer (1979), que é utilizado ainda hoje em testes de germinação de esporos.

Nos procedimentos de cultivo de esporos *in vitro,* geralmente é preciso fazer uma esterilização superficial de esporos e acrescentar fungicidas para controlar o desenvolvimento de fungos. De acordo com Simabukuro et al. (1998), antes da germinação dos esporos armazenados a seco, é necessário que passem por uma esterilização superficial para evitar a incidência de crescimento dos fungos.

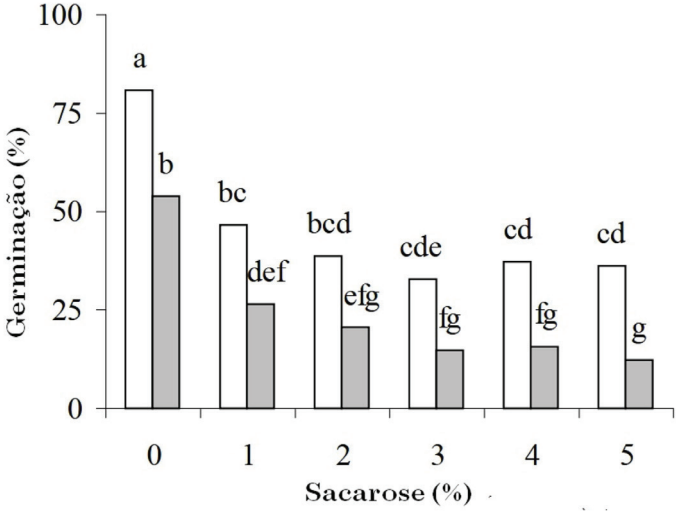
Esporos de *Dicksonia sellowiana* germinaram a 25 ± 2ºC em fotoperíodo de 16 horas, em meios de Dyer (1979) e Murashige e Skoog (1962) (MS) acrescidos de 0 a 5% de sacarose e 0,01% de Benlate (Renner e Randi, 2004). Os esporos foram esterilizados em solução de hipoclorito de sódio comercial a 35% durante 30 min. Os esporos recém-coletados dessa espécie suportam uma esterilização rigorosa, que é exigida em testes em que a sacarose é acrescida ao meio de cultura. A maior porcentagem de germinação ocorreu após 14 dias em esporos cultivados no meio de Dyer sem adição de sacarose (figura 6). O meio MS sem adição de sacarose foi menos eficiente para a germinação de esporos dessa espécie. A adição de sacarose causou uma redução de germinação proporcional ao percentual utilizado, sendo que a inibição de germinação foi maior no meio MS. Essa inibição de germinação foi uma consequência da redução dos potenciais hídricos em meios nos quais, adições de sacarose e maiores concentrações salinas (MS), dificultaram a embebição dos esporos.

Figura 5: Germinação de esporos de *Acrostichum danaeifolium* em diferentes temperaturas após sete dias de cultivo (barras vazias) e 14 dias de cultivo (barras hachuradas)



Fonte: Freitas 2012.

Figura 6: Germinação de esporos de *Dicksonia sellowiana* após 14 dias de cultivo em meios de Dyer (barra vazia) e meio MS (barra cinza) acrescidos de sacarose. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas (Tukey 5%)



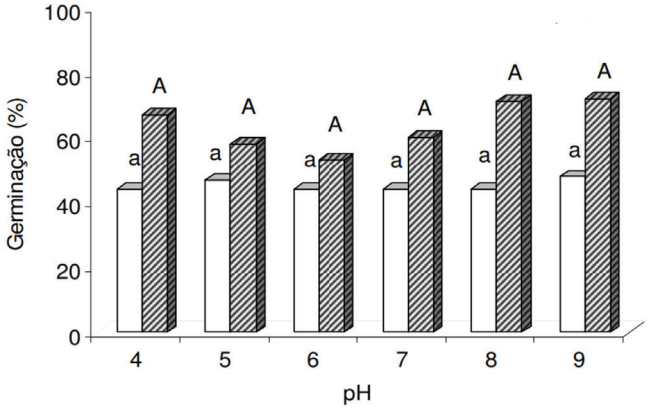
Fonte: Renner e Randi, 2004.

O fator pH pode influenciar a germinação de esporos, bem como o estabelecimento de gametófitos e esporófitos no ambiente. Esporos de *Acrostichum danaeifolium* germinaram em meios de cultura cujo pH variou entre 4,0 e 9,0 (Freitas, 2012) (figura 7). Esporos de *Pleopeltis lepidopteris* e *Gleichenella pectinata* germinaram em meios cujo pH foi ajustado entre 4,0 e 6,7 (Santos et al., 2010; Viviani et al., 2008). *A. daneifolium* e *P. lepidopteris* mostraram plasticidade em relação ao pH do meio de cultura, sendo que não houve diferença nas porcentagens de germinação entre os pHs testados para essas espécies. No entanto, a germinação de esporos de *G. pectinata* foi sempre extremamente baixa, e o pH 5,0 foi o que permitiu o desenvolvimento da maior porcentagem de gametófitos entre os tratamentos (Santos et al., 2010).

Nondorf et al. (2003) reportam que, no ambiente, as condições ótimas para a germinação de esporos, em geral, são um reflexo das ótimas condições para seu ciclo de vida completo. Os gametófitos mostram plasticidade devido às grandes flutuações na intensidade luminosa, na qualidade da luz, na temperatura e na nutrição mineral, porém esses gametófitos produzirão esporófitos apenas em condições que possam satisfazer aos seus requerimentos ambientais. Ranal (1995) sugere que a distribuição de samambaias no estado de São Paulo está relacionada com o nível de nutrição mineral e pH do solo. *Serpocaulon latipes* é mais abundante em baixo pH, altos níveis de alumínio e baixos níveis de cálcio. Outras espécies, como *Microgramma squamulosa*, são capazes de crescer em uma ampla faixa de pH e foram consideradas generalistas. Outras, como *Pteris denticulata* e *Adiantopsis radiata*, evitam solos com níveis elevados de cálcio.

Suzuki et al. (2005) e Fiori et al. (2009) analisaram o desenvolvimento de gametófitos de *Dicksonia sellowiana* em diferentes substratos: coxim (substrato produzido pela casca de coco), latossolo vermelho distrófico (terra roxa estruturada), composto termofílico orgânico e mistura de três partes de latossolo para uma parte de composto termofílico, sendo que o último foi o mais favorável ao desenvolvimento de gametófitos e esporófitos. Esse substrato apresentou pH 5,2 e níveis de N, P, K e Ca que favoreceram o desenvolvimento dessa espécie. Entretanto, embora *P. lepidopteris* seja uma representante da vegetação das restingas, os gametófitos não se desenvolveram em areia de praia lavada e esterilizada, mas sim em uma mistura de areia, latossolo vermelho distrófico e húmus de minhoca, na proporção de 1:1:1 (Viviani e et al. 2008). Esses resultados sugerem que a espécie seja capaz de se estabelecer somente em locais onde já exista nutrição mineral, ou seja, partes do solo arenoso que foram previamente colonizadas por outras espécies que enriqueceram esse solo com matéria orgânica, de acordo com os estudos de Scarano (2002).

Figura 7: Germinação de esporos de *Acrostichum danaeifolium* em diferentes pHs. Barra vazia = sete dias de cultivo; barra hachurada = 14 dias de cultivo



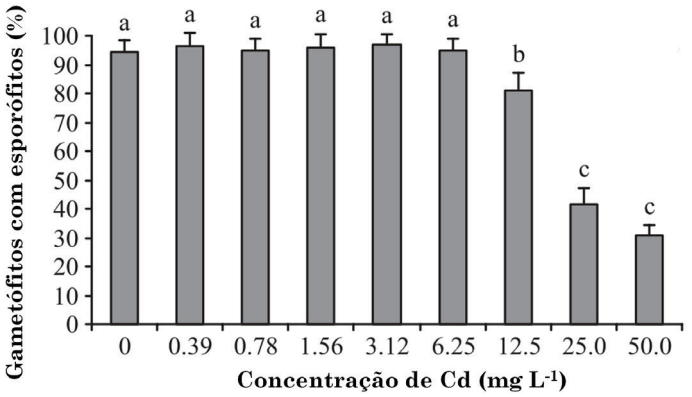
Fonte: Freitas, 2012.

4. Respostas aos estressores abióticos

4.1. Contaminação química

Regnellidium diphyllum Lindm. (Marsileaceae) é uma samambaia heterosporada aquática que ocorre na região Sul do Brasil nos estados de Rio Grande do Sul e Santa Catarina e pertence à lista de espécies ameaçadas do Rio Grande do Sul. Entre os poluentes dos ambientes aquáticos, estão metais pesados, como o cádmio (Cd). Wunder et al. (2009) cultivaram megásporos de *Regnellidium diphyllum* em meio de cultura líquido, com concentrações de Cd entre 0 a 100 mg L^{-1}, sendo que a presença de 50 mg L^{-1} no meio de cultivo resultou em baixa germinabilidade (58%), não sendo observada germinação a 100mg L^{-1} (figura 8). Em megasporófitos apomíticos, houve redução significativa do crescimento da raiz e de folhas primárias e ausência de formação de folha secundária a partir de 12,5 mg L^{-1} de Cd. Os resultados indicaram que *R. diphyllum* é tolerante à presença de Cd em concentrações consideravelmente mais altas (0,78 mg L^{-1}) do que aquelas normalmente encontradas em ecossistemas aquáticos não poluídos (0,01 mg L^{-1}), embora a sensibilidade a concentrações mais altas possa ameaçar o estabelecimento e a permanência dessa espécie em habitats expostos à contaminação com esse metal.

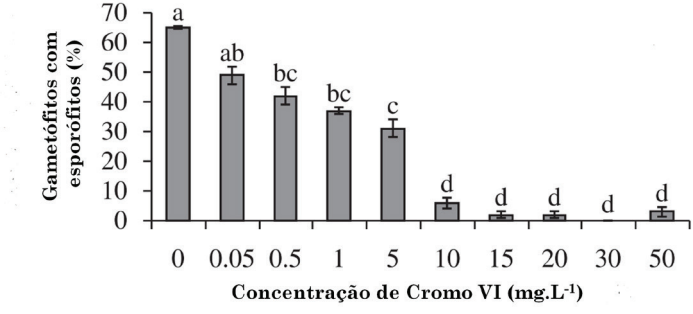
Figura 8: Formação de esporófitos de *Regnellidium diphyllum* em diferentes concentrações de Cd



Fonte: Wunder et al., 2009.

O cromo hexavalente está presente nos efluentes de algumas indústrias de curtimento de couro. Kieling-Rúbio et al. (2010) testaram a germinação de *Regnellidium diphyllum* em solução nutritiva adicionada de Cr (0 a 80 mg L^{-1}). Diferenças significativas na germinação dos megásporos e desenvolvimento de megasporófitos foram verificadas a partir de 0,5 mg L^{-1}de Cr (figura 9). O crescimento da raiz primária e das folhas primárias e secundárias foi significativamente reduzido na concentração 3,2 mg L^{-1} de Cr ou superior. Considerando a poluição proveniente por Cr em algumas áreas de ocorrência natural de *R. diphyllum*, esses dados indicam que as baixas taxas de reprodução e mesmo o desaparecimento das populações podem ser esperadas nessas situações.

Figura 9: Formação de esporófitos de *Regnellidium diphyllum* em diferentes concentrações de cromo hexavalente



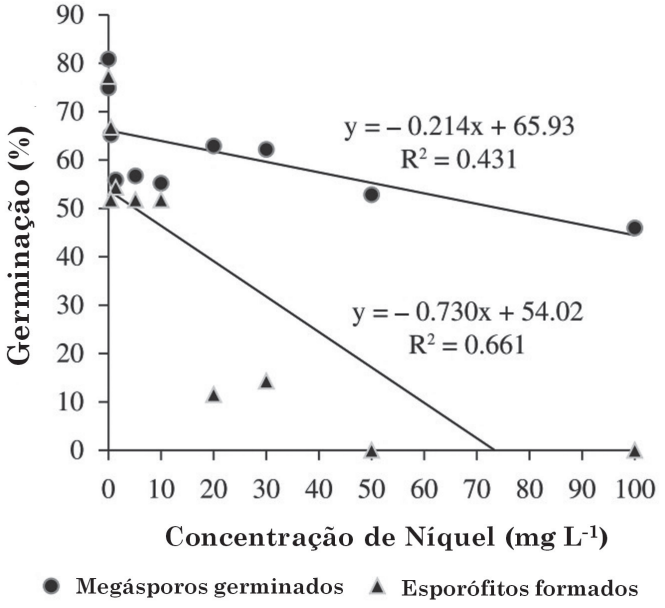
Fonte: Kieling-Rúbio et al., 2010.

Kieling-Rúbio et al. (2012) testaram também a germinação de megásporos de *Regnellidium diphyllum* em solução nutritiva acrescida de Ni (0 a 100 mg L^{-1}). Foi observada uma correlação negativa significativa entre diferentes concentrações de Ni, porcentagens de germinação de megásporos e formação de esporófitos (figura 10). As concentrações de 3,2 e 4,8 mg L^{-1} de Ni causaram inibição do crescimento de raízes primárias e folhas primárias. Em concentrações de 4,8 mg L^{-1}, folhas apresentaram clorose e necrose. A introdução de poluentes contendo Ni no habitat natural de *Regnellidium diphyllum* pode inibir o estabelecimento de plantas em estádio inicial de desenvolvimento.

4.2. Estresse por radiação ultravioleta B

O principal interesse nas pesquisas sobre os efeitos da radiação ultravioleta B sobre as plantas e outros organismos surgiu a partir do aumento da exposição a essa radiação no ambiente, principalmente devido à destruição da camada de ozônio na estratosfera pela contaminação com clorofluorcarbonos (CFCs), levando pesquisadores a estudar os efeitos do aumento da radiação ultravioleta B (RUVB), tanto ao ar livre como em estufas e em ambientes controlados (Aphalo et al., 2012).

Figura 10: Correlação entre a porcentagem de germinação e formação de esporófitos de *Regnellidium diphyllum* em diferentes concentrações de níquel

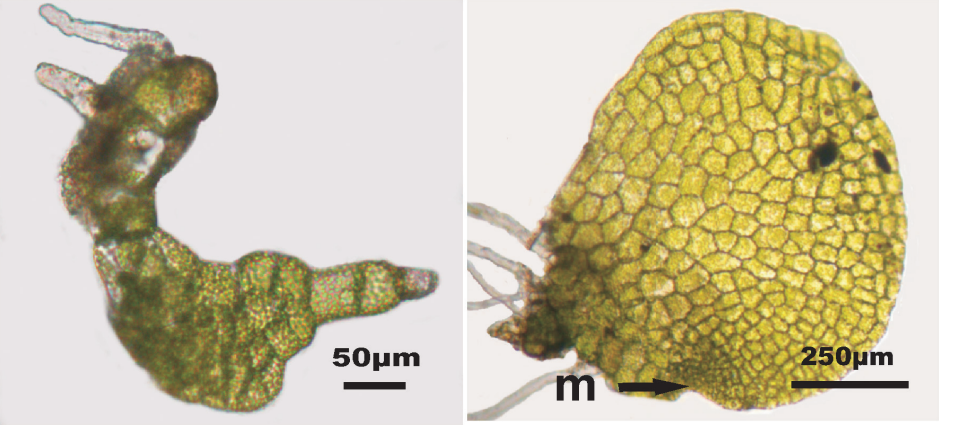


Fonte: Kieling-Rúbio et al., 2012.

Experimentos realizados em laboratório mostraram que gametófitos de *Acrostichum daneifolium* submetidos às exposições diárias de radiação ultravioleta B apresentaram redução no crescimento, malformação, redução nos conteúdos de clorofilas e, posteriormente, morreram (figura 11). Os gametófitos cultivados em PAR (radiação fotossinteticamente ativa) aos 12 dias de cultivo em solução nutritiva mostraram 20,05 ± 11,88 células, enquanto os que receberam uma hora diária de exposição à RUVB (radiação ultravioleta B. 0,73W m^{-2}) apresentaram 3,10 ± 2,51 (Fonini, 2015).

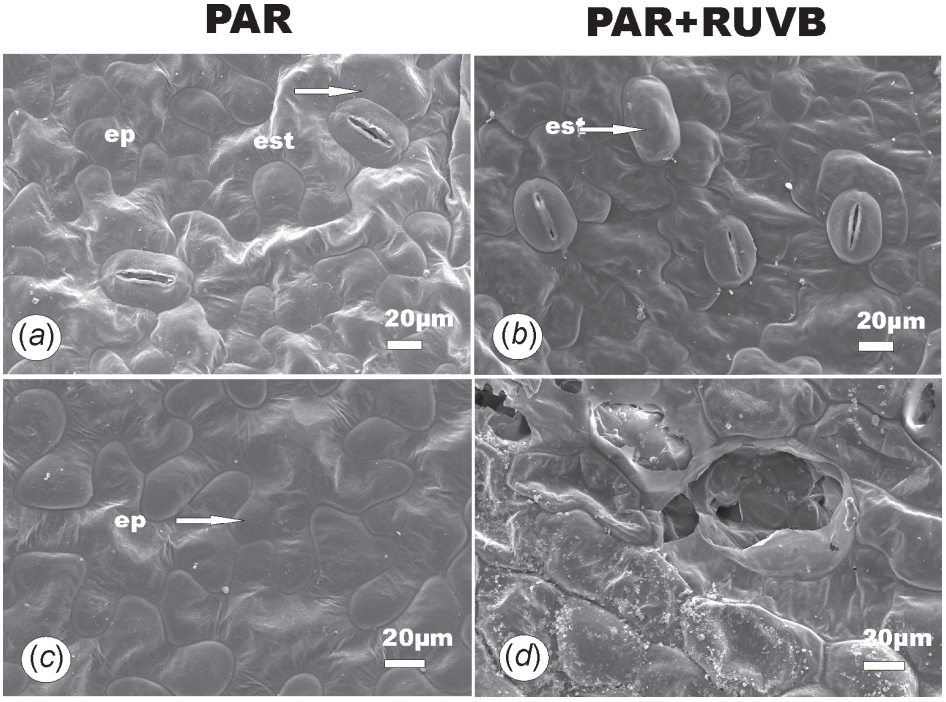
Quando esporófitos de *Acrostichum danaeifolium* com nove meses de idade foram irradiados com radiação ultravioleta B (0,73W m^{-2}), uma hora por dia, durante 45 dias, folhas apresentaram enrolamento semelhante ao observado para outras espécies. Mostraram também estômatos mal formados na face abaxial, perda das sinuosidades das paredes das células epidérmicas adaxiais, bem como rompimento de várias células da epiderme abaxial, quando observados em MEV (microscopia eletrônica de varredura) (figura 12). Em secções transversais de folhas coradas com azul de toluidina, os cloroplastos de células epidérmicas abaxiais apresentaram-se concentrados juntamente com o núcleo, na parede interna da célula, indicando mecanismo de fotoproteção (Fonini, 2015).

Figura 11: Imagens em microscopia de luz (ML) de gametófitos de *Acrostichum danaeifolium* cultivados sob PAR (radiação fotossinteticamente ativa) + RUVB (radiação ultravioleta B) (esquerda) e sob PAR (direita). m=meristema



Fonte: Fonini, 2015.

Figura 12: Microscopia eletrônica de varredura de folhas de esporófitos de *Acrostichum danaeifolium* após 45 dias de cultivo em PAR (radiação fotossinteticamente ativa e PAR + RUVB (radiação ultravioleta B). (a) e (b) células epidérmicas abaxiais, (c) e (d) células epidérmicas adaxiais. ep= célula epidérmica, est=estômatos



Fonte: Fonini, 2015.

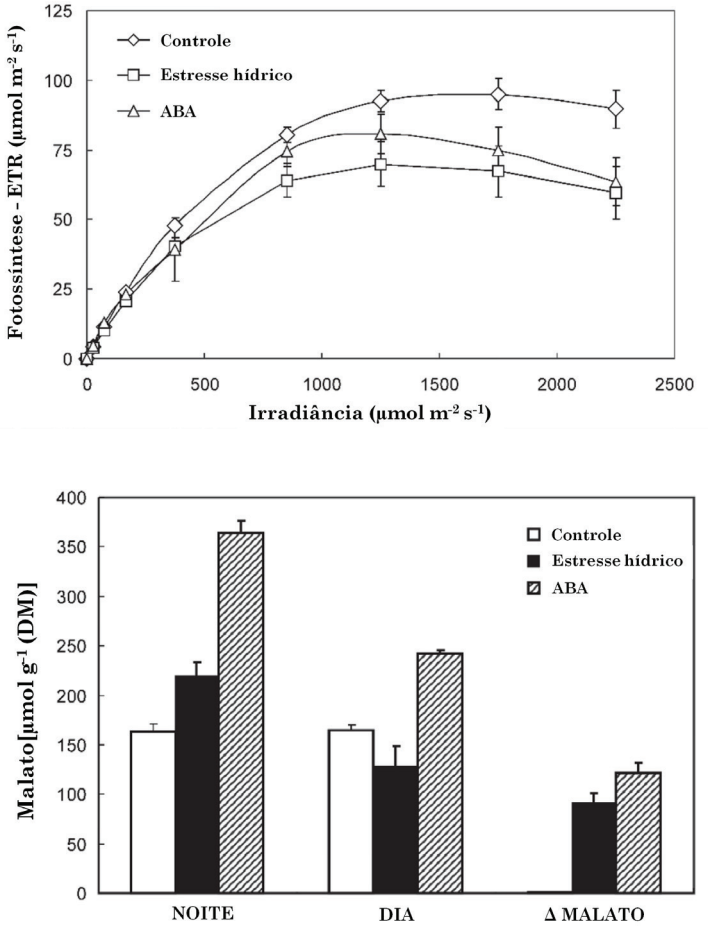
4.3. Estresse hídrico

Enquanto, aproximadamente, um terço das samambaias são classificadas como epífitas, poucas podem ser consideradas xerófitas (Hietz, 2010). Uma das mais importantes adaptações fisiológicas de plantas epífitas, incluindo algumas samambaias, ao déficit hídrico, é a via do metabolismo ácido das crassuláceas (MAC ou CAM), que permite a assimilação do CO_2 mesmo em condições de estresse hídrico e alta radiação (Benzing, 1990). Segundo Hietz (2010), a tolerância à dessecação se refere à habilidade para sobreviver a uma perda quase total de água nos tecidos: cerca de 90% do conteúdo de água de uma folha. A aplicação de ácido abscísico (ABA) exógeno é bastante utilizada em estudos de fisiologia do estresse para indução do metabolismo CAM em plantas CAM facultativas, substituindo o estresse hídrico e salino (Chu et al., 1990).

Análises fisiológicas de duas espécies epifíticas, *Elaphoglossum luridum* (Fée) Christ (Dryopteridaceae) (Minardi, 2012; Minardi et al., 2014a) e *Vittaria lineata* (L.) Sm. (Pteridaceae) (Minardi, 2012; Minardi et al., 2014b), revelaram grande capacidade de manutenção hídrica em condições de estresse hídrico e em resposta ao ABA. As plantas submetidas aos tratamentos de estresse demonstraram quedas significativas nos níveis de clorofila *a* e *b* e nos parâmetros fotossintéticos (α_{ETR} e ETR_{max}). Plantas de *V. lineata* submetidas ao estresse hídrico por sete dias apresentaram aumentos significativos nas concentrações de malato durante a noite, demonstrando uma acidificação noturna e revelando uma regulação positiva do metabolismo CAM. *V. lineata* é considerada uma espécie CAM facultativa (Minardi, 2012; Minardi et al., 2014b) (figura 13).

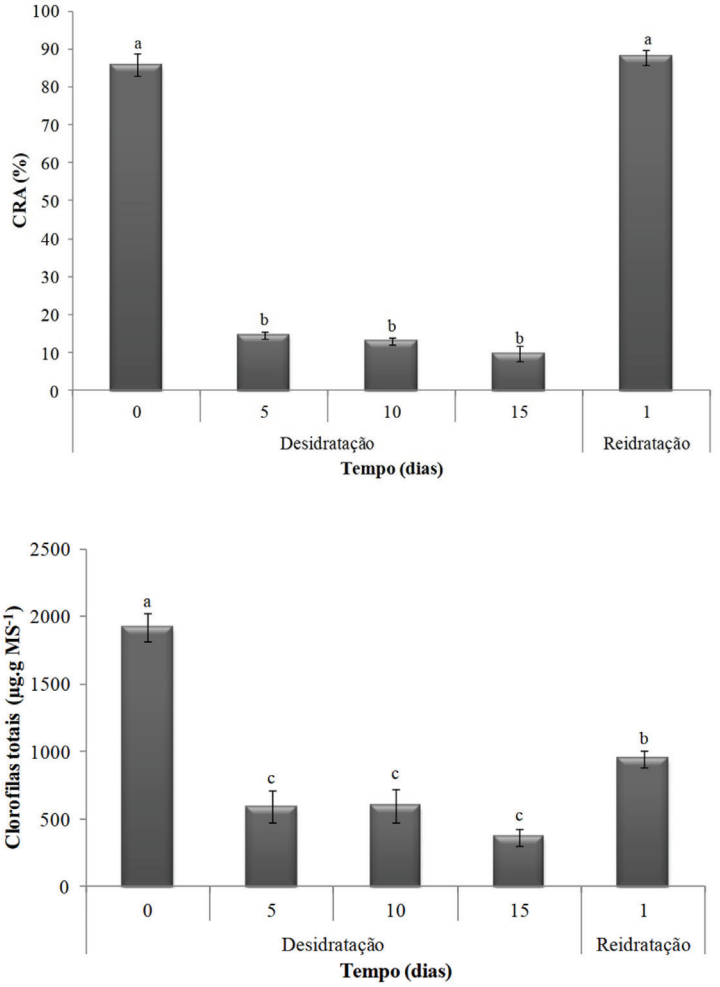
Pleopeltis pleopeltifolia (Polypodiaceae) é uma espécie tolerante à dessecação que sofre desidratação durante os períodos de estiagem, mas que se reidrata poucas horas após receber água. Em ambas as faces da fronde de *P. pleopeltifolia* ocorrem tricomas tipo escamas (Voytena, 2012; Voytena et al., 2014), que possuem importante função na absorção de água, principalmente em espécies com alta resistência cuticular (Hietz e Briones, 1998). Durante um período de 15 dias de desidratação, houve redução nos teores de clorofilas e carotenoides, e, ao final do período, a ETR caiu para zero, o que indica que essa espécie é poiquiloclorofilada (figura 14). As plantas apresentaram-se secas, e as folhas, enrugadas. O conteúdo relativo de água (CRA) caiu cerca de 90%. Durante a desidratação, houve aumento no conteúdo de açúcares totais e, durante a reidratação, houve aumento de prolina (Voytena, 2012; Voytena et al., 2014). O aminoácido prolina é de considerável interesse biológico em situações de resistência ao estresse hídrico em plantas, sendo demonstrado seu acúmulo nessas situações (Schobert e Tscheche, 1978). Os açúcares podem proteger as células durante períodos de dessecação severa por meio da vitrificação (Ingram e Bartels, 1996).

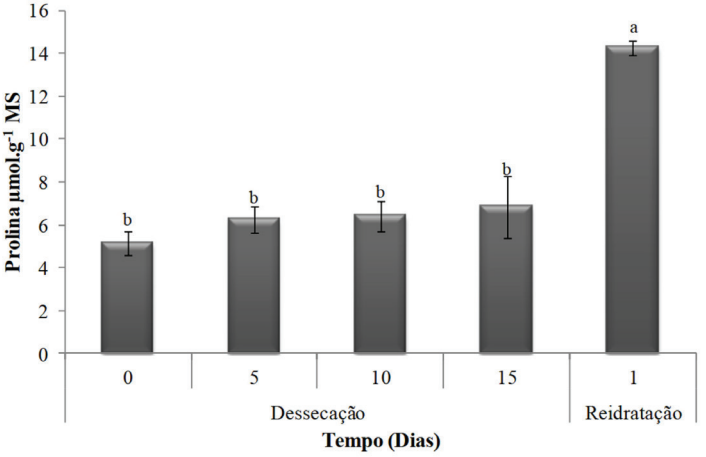
Figura 13: A – Curvas Rápidas de Luz (RLC), de *Vittaria lineata* em diferentes tratamentos: controle, estresse hídrico, ABA. B – Flutuação diária (06:00h–18:00h) na concentração de malato em folhas de *Vittaria lineata* em três diferentes tratamentos: controle, estresse hídrico e ABA. Médias seguidas de letras diferentes indicam diferença significativa entre os horários das análises de um mesmo tratamento $p<0,05$. Média ± DP ($n = 3$)



Fonte: Minardi, 2012; Minardi et al., 2014b.

Figura 14: CRA (conteúdo relativo de água), CLT (clorofilas totais) e PRO (prolina) durante desidratação e reidratação de *Pleopeltis pleopeltifolia*





Fonte: Voytena, 2012; Voytena et al. ,2015.

Referências

Aphalo, P. J. et al. "Manipulating UV radiation". In Aphalo, P. J. et al. (Eds.). *Beyond the visible*: *a handbook of best practice in plant UV photobiology*. Helsinki: University of Helsinki, 2012, p. 35-68.

Azevedo, F. et al. "Aspectos da germinação de esporos e desenvolvimento da fase gametofítica de *Alsophila setosa* Kaulf. e C*yathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae)". *Pesquisas, Botânica*, 2008, 59, p. 223-236.

Benzing, D. H. *Vascular epiphytes: general biology and related biota.* Cambridge: Cambridge University Press, 1990.

Brum, F. M. R. e Randi, A. M. "High irradiance and temperature inhibit the germination of the fern *Rumohra adiantiformis*". *Revista Brasileira de Botânica*, 2002, 25, p. 391-396.

Chu, C. et al. "Induction of crassulacean acid metabolism in the facultative halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* by abscisic acid". *Plant Physiology*, 1990, 93, p. 1253-1260.

Colli, A. M. T. e Perez, S. C. J. G. A. "Efeito da luz vermelha na germinação de *Thelypteris longifolia* (Desv.) R. Tryon". *Revista de Tecnologia e Ambiente*, 1998, 4, p. 169-174.

Colli, A. M. T. e Perez, S. C. J. G. "The effect of red light on the germination of a Brazilian pteridophyte". *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 1999, 42, p. 169-174.

Colli, A. M. T. e Takaki, M. "O efeito da luz vermelha na germinação dos esporos de *Thelypteris dentata*". *Vegetalia*, 2000, 34, p. 11-19.

Dyer, A. F. "The culture of fern gametophytes for experimental investigation". In Dyer, A.F. (Ed.). *The experimental biology of ferns*. London: Academic Press, 1979, p. 205-301.

Esteves, L. M. e Felippe. G. M. "Fotossensibilidade de esporos de pteridófitas dos cerrados". *Revista Brasileira de Botânica*, 1985, 8, p. 219-222.

Esteves, L. M. et al. "Germination and morphology of spores of *Trichipteris corcovadensis*". *American Fern Journal*, 1985, 75, p. 92-102.

Felippe, G. M. et al. "Lipids, proteins and sugars in spores of *Cyathea delgadii* Sternb., *Polypodium latipes* Langs & Fisch and *Trichipteris corcovadensis* (Raddi) Copel." *Insula*, 1989, 19, p. 3-12.

Filipin, E. P. *Conservação de esporos, germinação e desenvolvimento gametofítico de Pleopeltis lepidopteris: análises morfofisiológicas e ultraestruturais* (Dissertação). UFSC, 2015.

Filippini, E. C. et al. "Light and storage in the germination of *Dicksonia sellowiana* (Presl.) Hook., Dicksoniaceae". *Revista Brasileira de Botânica*, 1999, 22, p. 21-26.

Fiori, C. C. L. et al. "Aspects of gametophyte development of *Dicksonia sellowiana* Hook (Dicksoniaceae): an endangered tree fern indigenous to South and Central America". *American Fern Journal*, 2009, 99, p. 207-216.

Fonini, A. M. *Aclimatação e fotoproteção de esporófitos jovens de Acrostichum danaeifolium Langsd. & Fisch. (Polypodiopsida, Pteridaceae)* (Dissertação). UFSC, 2015.

Freitas, M. C. A. *Influência de fatores exógenos na germinação de esporos e da radiação ultravioleta B (RUV B) no desenvolvimento de gametófitos de Acrostichum danaeifolium Langsd. & Fisch. (Polypodiopsida, Pteridaceae): uma pteridófita do manguezal* (Dissertação) UFSC, 2012.

Furuya, M. et al. "Control of mitosis by phytochrome and blue-light receptor in fern spores". *Plant Physiology*, 1997, 113, p. 677-683.

Haupt, W. "Phytochrome-mediated fern-spore germination: inhibition by elevated temperatures". *Photochemical Photobiology*, 1990, 52, p. 57-9.

Hiendlmeyer, R. e Randi, A. M. "Response of spores and young gametophytes of *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) and *Blechnum brasiliense* Desv. (Blechnaceae) to different light levels". *Acta Botanica Brasilica*, 2007, 21, p. 909- 915.

Hietz, P. "Fern adaptations to xeric environments". In Mehltreter, K.; Walker, L.R. e Sharpe, J.M. (Eds.). *Fern Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2010, p. 140–170.

Hietz, P. e Briones, O. "Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest". *Oecologia*, 1998, 114, p. 305-316.

Ingram, J. e Bartels, D. "The Molecular Basis of Dehydration Tolerance in Plants". *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 1996, 47, p. 377-403.

Kessler, M. "Biogeography of ferns". In Mehltreter, K. et al. (Eds.). *Fern ecology*. Cambridge: Cambride University Press, 2010, p. 22-60.

Kieling-Rubio, M. et al. "Germination and sporophytic development of *Regnellidium diphyllum* Lindman (Marsileaceae) in the presence of hexavalent chromium". *Brazilian Journal of Biology*, 2010, 70, p. 1149-1153.

Kieling-Rubio, M. et al. "Effects of nickel on the fern *Regnellidium diphyllum* Lindm. (Marsileaceae)". *Brazilian Journal of Biology*, 2012, 72, p. 807-811.

Marcondes-Ferreira, W. e Felippe, G. M. "Effects of light and temperature on the germination of spores of *Cyathea delgadii*". *Revista Brasileira de Botânica*, 1984, 7, p. 53-56.

Mehltreter, K. et al. "Ecological importance of ferns". In Mehltreter, K. et al. (Eds.). *Fern ecology*. Cambridge: Cambride University Press, 2010, pp 1-21.

Millër, J. H. "Fern gametophytes as experimental material". *Botanical Review*, 1968, 34, p. 361-440.

Minardi, B. D. *Estudos morfofisiológicos de duas samambaias epífitas da Mata Atlântica: Elaphoglossum luridum (Fée) Christ (Dryopteridaceae) e Vittaria lineata (L.) Smith (Pteridaceae)* (Dissertação). UFSC, 2012.

Minardi, B. D. et al. "The epiphytic fern *Elaphoglossum luridum* (Fée) Christ. (Dryopteridaceae) from Central and South America: morphological and physiological responses to water stress". *The Scientific World Journal*, 2014a, 2014, p. 1-9.

Minardi, B. D. et al. "Water stress and abscisic acid treatments induce the CAM pathway in the epiphytic fern *Vittaria lineata* (L.) Smith". *Photosynthetica*, 2014b, 52, p. 404-412.

Mohr, H. "Die Abängikeit des Protonemawatchstums und der Protonemapolarität bei farmen vom licht" . *Planta*, 1956, 47, p. 127-156.

Murashige, T. e Skoog, F. "A revised medium for rapid growth and bioassay tobacco tissue culture". *Plant Physiology*, 1962, 15, p. 473-497.

Nondorf, L. S. et al. "The effects of pH, temperature, light intensity, light quality, and moisture levels on spore germination in *Cheilanthes feei* of Southeast Missouri". *American Fern Journal*, 2003, 93, p. 56-69.

Raghavan, V. *Developmental biology of fern gametophytes*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.

Ralph, P. J. e Gademann, R. "Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity". *Aquatic Botany*, 2005, 82, p. 222-237.

Ranal, M. A. "Estabelecimento de pteridófitas em mata mesófila semidecídua do Estado de São Paulo. 1. Caracterização climática do ambiente". *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 1995, 67, p. 351-368.

Ranal, M. A. "Effects of temperature on spore germination in some fern species from semideciduous mesophytic forest". *American Fern Journal*, 1999, 89, p. 149-158.

Randi, A. M. "Photosensitivity, viability and storage reserves in spores of *Acrostichum daneifolium* Langsd & Fisch." *Revista Brasileira de Botânica*, 1996, 19, p. 105-108.

Rathinasabapathi, B. "Ferns represent an untapped biodiversity for improving crops for environmental stress tolerance". *New Phytologist*, 2006,172, p. 385-390.

Renner, G.D.R. e Randi, A.M. "Effects of sucrose and irradiance on the germination and early gametophyte growth of the endangered of the tree fern *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae)". *Acta Botanica Brasílica*, 2004, 18, p. 375- 380.

Santos, E. P. G. et al. "Spore germination of *Gleichenella pectinata* (Willd.) Ching (Polypodiopsida-Gleicheniaceae) at different temperatures, levels of light and pH". *Brazilian Archives Of Biology and Technology*, 2010, 53, p. 1309-1328.

Scarano, F. "Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest". *Annals of Botany* 2002, 90, p. 517-524.

Schobert, B. e Tschesche, H. "Unusual solutions properties of prolina and its interaction with proteins". *Biochimica et Biophysica Acta*, 1978, 541, 270-277.

Sharpe, J. "Leaf growth and demography of the rheophytic fern *Thelypteris angustifolia* (Willdenow) Proctor in a Puerto Rican rainforest". *Plant Ecology*, 1997, 130, p. 203-212.

Simabukuro. E. A. et al. "Fotoblastismo de Pteridófitas da Mata Ciliar". Ínsula, 1993, 22, p. 177-186.

Simabukuro, E. A. et al. "The effect of sterilization and storage conditions on the viability of spores of *Cyathea delgadii*". *American Fern Journal*, 1998, 88, p. 124-132.

Skog, J. E. "Biogeography of Mesozoic leptosporangiate ferns related to extant ferns". *Brittonia*, 2001, 53, p. 236-269.

Suo, J. et al. "Fern spore germination in response to environmental factors". *Frontiers in Biology*, 2015, 10, p. 358-376.

Suzuki, C. C. L. F. et al. "Substrate and irradiance affect the early growth of the endangered tropical tree fern *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae)". *American Fern Journal*, 2005, 95, p.115-125.

Taiz, L. e Zeiger, E. *Plant Physiology.* Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 2010.

Viviani, D. et al. "Effects of pH, temperature and light intensity on spore germination and growth analysis of young sporophytes of *Polypodium lepidopteris* (Pteridophyta, Polypodiaceae)". *Rodriguésia*, 2008, 59, p. 435-444.

Voytena, A. P. L. *Estudos morfofisiológicos de uma samambaia epífita da Mata Atlântica tolerante à dessecação – Pleopeltis pleopeltifolia (Raddi) Alston (Polypodiaceae)* (Dissertação). UFSC, 2012.

Voytena, A. P. L. et al. "*Pleopeltis pleopeltifolia* (Polypodiopsida, Polypodiaceae), a poikilochlorophyllous desiccation-tolerant fern: anatomical, biochemical and physiological responses during water stress". *Australian Journal of Botany*, 2014, 62, p. 647-656.

White, A. J. e Critchley, C. "Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus". *Photosynthetic Research*, 1999, 59, p. 63-72.

Wunder, D. A. et al. "Megaspore germination and initial development of *Regnellidium diphyllum* Lindman (Pteridophyta, Marsileaceae) sporophytes in the presence of cadmium". *Revista Brasileira de Botânica*, 2009, 32, p. 177-181.

Fonte: M. Guerra Santos.

Capítulo 11
Ecologia química, atividade biológica e identificação molecular de substâncias em samambaias e licófitas no Brasil

Marcelo Guerra Santos
Moemy Gomes de Moraes
Selma Ribeiro Paiva
Leandro Rocha
Rafael Garrett
Fabiana Regina Nonato
Alphonse Kelecom

1. Introdução

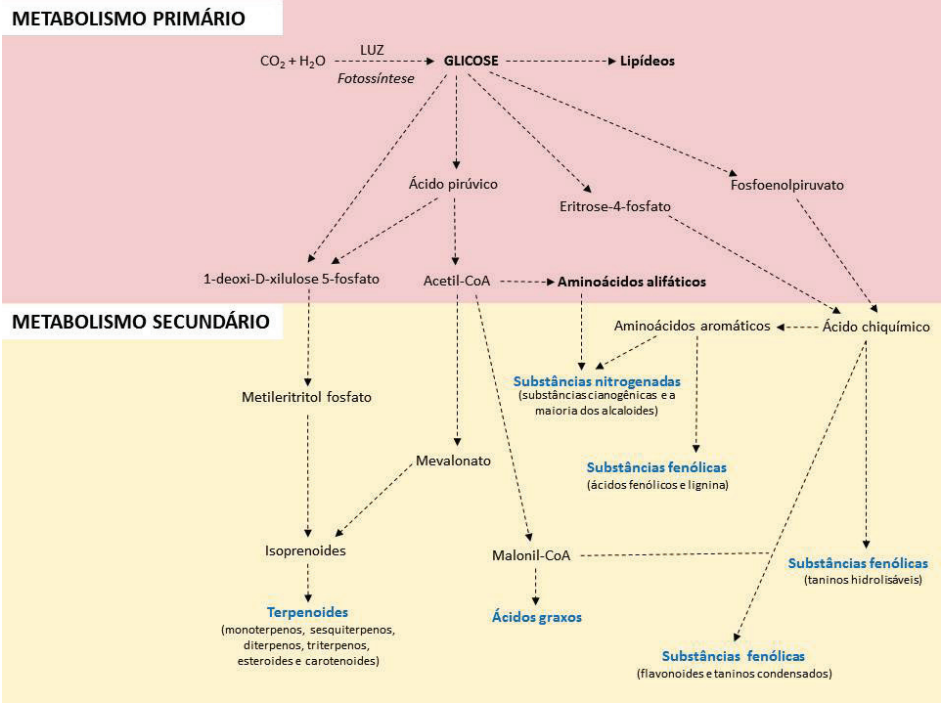
As pteridófitas compreendem um grupo de plantas formadas por duas linhagens, as licófitas e as samambaias (veja capítulo 4 deste livro). Essas duas linhagens têm sido tratadas juntas sobre vários termos como "pteridófitas" ou "samambaias e plantas afins" (Smith et al., 2006; PPG I, 2016).

Estima-se que 1.338 espécies de licófitas e 10.578 espécies de samambaias são conhecidas no mundo (PPG I, 2016), e desse número, no Brasil, ocorrem 1.410 espécies, sendo 1.222 de samambaias e 188 de licófitas (Samambaias e Licófitas, 2023) (veja capítulo 5 deste livro). Desse total, menos de 6% das espécies brasileiras receberam algum estudo fitoquímico. O presente capítulo apresentará os principais resultados de pesquisas sobre estudos fitoquímicos realizados no Brasil, com as licófitas e as samambaias nativas ou exóticas. As investigações farmacológicas e fitoquímicas tendem a desmistificar e trazer melhor conhecimento sobre os metabólitos e suas propriedades biológicas e ecológicas.

2. Metabólitos secundários

Para o seu desenvolvimento, reprodução e manutenção da vida, as plantas, além dos metabólitos primários (carboidratos, proteínas e lipídios), produzem substâncias conhecidas como metabólitos secundários, também chamados por alguns autores como metabólitos especiais (Gottlieb et al., 1996). Ao contrário dos metabólitos primários, a produção dos metabólitos secundários depende de vias biossintéticas específicas (figura 1), comandadas por um gene ou grupo de genes, o que restringe sua distribuição a determinadas famílias ou gêneros na natureza (Winkel-Shirley, 2001; Dewick, 2002; Yu e Utsumi, 2009). Em uma classificação didática, podemos separar os metabólitos secundários em substâncias fenólicas (ácidos fenólicos, flavonoides, ligninas, taninos hidrolisáveis e taninos condensados), terpenoides (como monoterpenos, sesquiterpenos, carotenoides e esteroides), substâncias nitrogenadas (alcaloides e substâncias cianogênicas) e ácidos graxos (Dewick, 2002; Crozier et al., 2006).

Figura 1: Esquema geral de rotas biossintéticas do metabolismo secundário de plantas



Fonte: Os autores. Adaptado de Balandrin et al., 1985; Taiz e Zeiger, 2013.

Os metabólitos secundários participam de processos fisiológicos essenciais às plantas. Eles também são os responsáveis pelo relacionamento das plantas com o meio em que interagem, defendendo-as contra microrganismos, herbívoros ou raios ultravioletas, atraindo agentes polinizadores (nas plantas que produzem flores), ou até mesmo auxiliando nas relações de simbiose com outros seres. Também são responsáveis por diversas atividades farmacológicas que as plantas apresentam. Sua produção é modulada de acordo com a necessidade da própria planta, o que a torna uma verdadeira usina de produção de substâncias químicas, que são sintetizadas e degradadas continuamente.

Importantes revisões sobre metabólitos secundários em licófitas e samambaias foram realizadas por Hegnauer (1962), Cooper-Driver e Haufler (1983), Soeder (1985), Gottlieb et al. (1990) e Vetter (2018). Santos et al. (2010) apresentam uma revisão de estudos fitoquímicos de licófitas e samambaias que crescem no Brasil, e Cao et al. (2017), fitoquímicos de samambaias com potencial para aplicações medicinais. Esses trabalhos descrevem a presença de ácidos fenólicos, flavonoides, monoterpenos, sesquiterpenos, esteroides, alcaloides, substâncias cianogênicas e ácidos graxos (tabela 1).

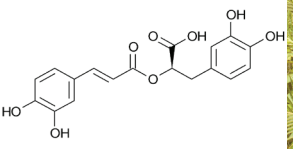
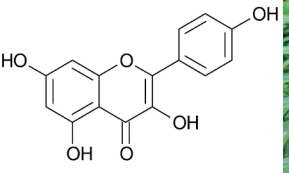
3. Estudos fitoquímicos em samambaias e licófitas no Brasil

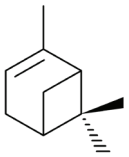
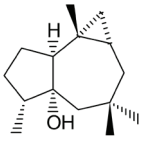
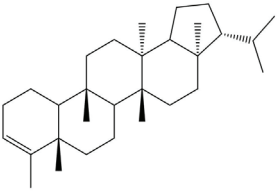
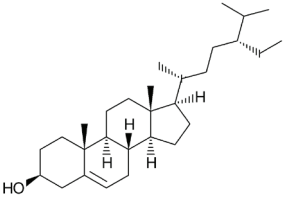
Os estudos realizados no Brasil enfocaram a identificação molecular, a atividade biológica dos metabólitos secundários e a ecologia química (tabela 2). Esses trabalhos investigaram 76 espécies de samambaias e 5 de licófitas. Três delas, *Adiantum capillus-veneris, Equisetum arvense* e *Equisetum hyemale* não são nativas do Brasil, mas cultivadas principalmente como plantas medicinais. Outro destaque é que a maioria das análises foi realizada em esporófitos (caules, frondes ou planta inteira), pouco destaque foi dado aos esporos (Patitucci et al., 1995; Freitas et al., 2000a) e nenhum estudo com gametófitos.

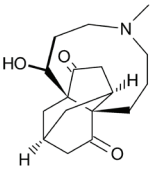
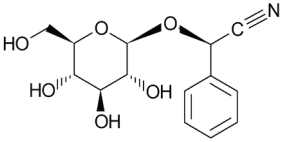
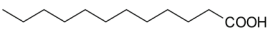
As espécies de *Pteridium* possuem o maior número de estudos fitoquímicos no Brasil. Há um grande interesse nessas espécies com abordagens de ecologia química e atividade biológica. Hojo-Souza et al. (2010), Ribeiro e Soto-Blanco (2020) e Oliveira et al. (2018) apresentam um panorama sobre os aspectos da biologia, taxonomia e, principalmente, dos efeitos tóxicos das espécies de *Pteridium* em bovinos, equinos e humanos. Todas as partes dessas plantas são tóxicas ou carcinogênicas e, por isso, potencialmente perigosas aos animais que as consomem, incluindo o homem (Robinson et al., 2010). Uma das causas da toxicidade é atribuída à presença de gli-

cosídeos cianogênicos, metabólitos secundários que, quando degradados no ato da herbivoria, liberam ácido cianídrico, processo conhecido como cianogênese (figura 2). Nos organismos aeróbicos, ele se liga ao citocromo na etapa final da respiração oxidativa, competindo com o oxigênio (Santos et al., 2005).

Tabela 1: Principais substâncias do metabolismo secundário que podem ser encontradas em licófitas e samambaias e a sua caracterização. Sistema de Classificação PPG I (2016). Atualização nomenclatural Samambaias e Licófitas, 2023. (Fotos: Marcelo Guerra Santos)

	Classe	Caracterização	Exemplo de substância	Espécie onde pode ser encontrada
Substâncias fenólicas	Ácido fenólico	Substâncias ácidas ou seus ésteres, derivadas do ácido cinâmico, com um anel aromático ligado a três átomos de carbono (C6-C3), simples ou associadas.	 Ácido rosmarínico **[1]** (Bohm, 1968)	*Neoblechnum brasiliense*
	Flavonoide	Substâncias cujo esqueleto básico contém 15 carbonos organizados em dois anéis aromáticos, conectados por uma ponte de três carbonos (C6-C3-C6).	 Kaempferol **[2]** (Lin et al., 2016)	*Pteris vittata*

Terpenoides	Monoterpeno	Substâncias cujo esqueleto básico contém 10 átomos de carbono, resultando da condensação de duas unidades de isopreno.	 α-Pineno [**3**] (Santos et al., 2013)	*Anemia hirsuta*
	Sesquiterpeno	Substâncias cujo esqueleto básico contém 15 átomos de carbono, resultando da condensação de três unidades de isopreno.	 Isoafricanol [**4**] (Santos et al., 2006)	*Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia*
	Triterpeno	Substâncias cujo esqueleto básico contém 30 átomos de carbono, resultando da condensação de seis unidades de isopreno.	 Filiceno [**5**] (Bresciani et al., 2003)	*Adiantum raddianum*
	Esteroide	Substâncias derivadas de triterpenos, formadas por seis unidades isoprênicas e posterior perda de 3 átomos de carbono, seguida ou não de alquilações na cadeia lateral, apresentando em geral, nos vegetais, 28 ou 29 átomos de carbono.	 β-Sitosterol [**6**] (Peres et al., 2009)	*Microgramma vacciniifolia*

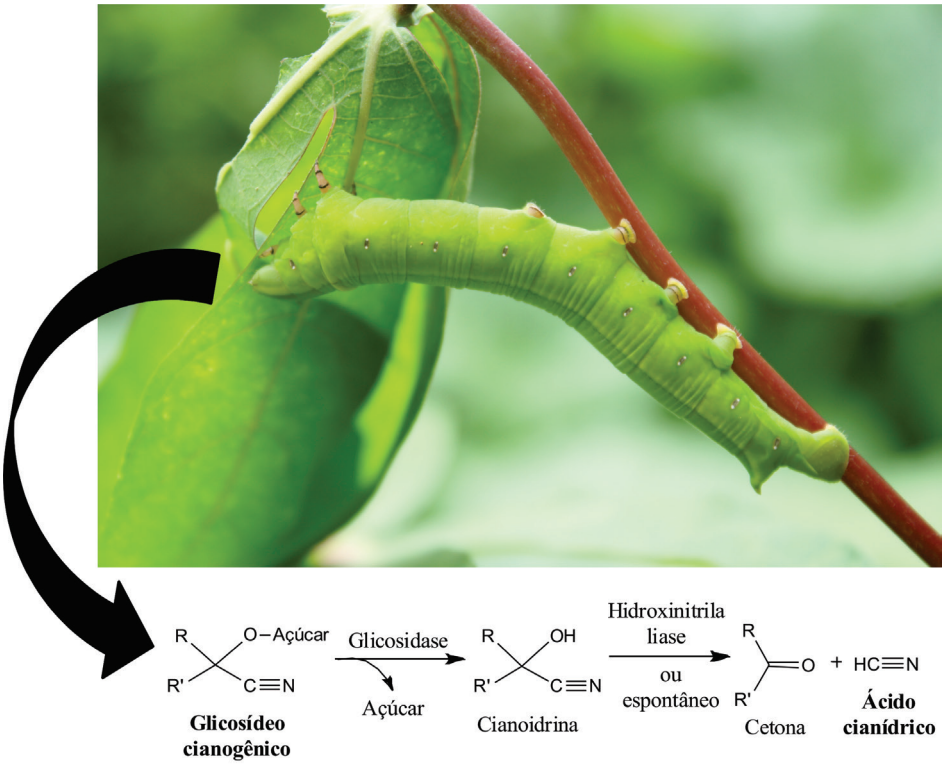
Substâncias nitrogenadas	Alcaloide	Substâncias derivadas de ácidos aminados, nos quais o átomo de nitrogênio faz parte de um anel heterocíclico.	 Palhinina A [**7**] (Zhao, 2010)	*Palhinhaea cernua*
	Substâncias cianogênicas	Substâncias que podem liberar ácido cianídrico por degradação de sua estrutura química.	 Prunasina [**8**] (Oliveros-Bastidas, 2010)	*Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum*
Ácidos graxos	Substâncias possuindo um grupo ácido mono-carboxílico ligado a uma cadeia longa, em geral não ramificada, de átomos de carbono normalmente em número par.		 Ácido dodecanoico [**9**] (Danielski et al., 2007)	*Osmunda regalis*

Outra substância tóxica presente nas espécies de *Pteridium* é a tiaminase, enzima que pode causar deficiência de vitamina B1, provocando anorexia, ataxia e morte (Robinson et al., 2010). Destaque deve ser dado à presença de ptaquilosídeo (figura 3B, estrutura 10) (Yamada et al., 2007), um *nor*-sesquiterpeno glicosilado, substância que pode provocar o surgimento de tumores e cânceres (Santos et al., 1987; Marliére, 1998; Marliére et al., 2002).

Apesar de as espécies de *Pteridium* produzirem diversas substâncias tóxicas, os seus báculos (Figura 3A) são consumidos em diversas partes do mundo, inclusive no Brasil. Eles são utilizados como alimento na forma de refogados e saladas e,

em algumas regiões, compõem pratos típicos, como no estado de Minas Gerais, onde os báculos são chamados de munheca (Corrêa, 1984; Zurlo e Brandão, 1989; Marliére, 1998; Santos e Sylvestre, 2000). *Pteridium* spp. também são utilizadas na medicina popular, sendo atribuídas a elas propriedades adstringente, diurética, expectorante, antitussígena e antirreumática (Lima, 1940; Corrêa, 1984; Barros e Andrade, 1997; Santos e Sylvestre, 2000).

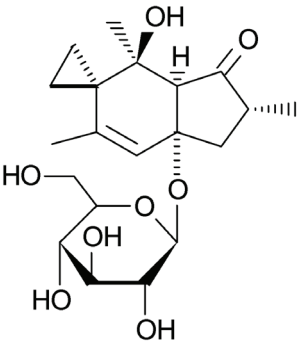
Figura 2: Cianogênese após danos por herbivoria



Fonte: Foto: Marcelo Guerra Santos. Esquema adaptado de Taiz e Zeiger (2013).

Além disso, as espécies de *Pteridium* são invasoras de áreas cultivadas e pastos (Lima, 1940), apresentando ação alelopática (Jatoba et al., 2016). A ingestão acidental dessa samambaia pelo gado pode causar a intoxicação desses animais e, em alguns casos, sua morte (Döbereiner et al., 1966; Barros et al., 1987; Marçal et al., 2001; Souza e Graça 1993; Gava et al., 2002). Os humanos também podem ser intoxicados de forma indireta pela ingestão do leite do gado contaminado pelo ptaquilosídeo (Robinson et al., 2010).

Figura 3: A – Fronde jovem (báculo) de *Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum*; B – Ptaquilosídeo



A **B** – Ptaquilosídeo **[10]**

Fonte: A: Marcelo Guerra Santos; B: Yamada et al. (2007).

Tabela 2: Espécies de licófitas e samambaias com estudos fitoquímicos no Brasil, escopo do trabalho (objetivos) e referências bibliográficas. Legenda: EQ=Ecologia Química, AB=Atividade Biológica e IM=Identificação Molecular. Sistema de Classificação PPG I (2016). Atualização nomenclatural Samambaias e Licófitas (2023).

Família	Espécies	Objetivos	Referências
Anemiaceae	*Anemia hirsuta* (L.) Sw.	EQ	Santos et al., 2005; 2013
	Anemia raddiana Link	IM	Santos et al., 2013
	Anemia tomentosa var. *anthriscifolia* (Schrad.) Mickel	AB	Pinto et al., 2009a
		EQ	Moraes et al., 2003; Santos et al., 2005
		IM	Castilho et al., 2018; Pinto et al. 2007; 2009b; Santos et al., 2003, 2006
	Anemia villosa Humb. & Bonpl. ex Willd.	EQ	Moraes et al., 2003; Santos et al., 2005
Aspleniaceae	*Asplenium douglasii* Hook. & Grev.	EQ	Santos et al., 2005
	Asplenium gastonis Fée	AB	Andrade et al., 2014
	Asplenium serra Langsd. & Fisch.	AB	Andrade et al., 2014

Blechnaceae	*Blechnum occidentale* L.	AB	Andrade et al., 2016a; 2017; Nonato et al., 2009
	Lomaridium acutum (Desv.) Gasper & V.A.O. Dittrich	AB	Andrade et al., 2016a; 2017
	Neoblechnum brasiliense (Desv.) Gasper & V.A.O. Dittrich	AB	Andrade et al., 2016a; b; 2017
	Parablechnum cordatum (Desv.) Gasper & Salino	IM	Miraglia et al., 1985
	Telmatoblechnum serrulatum (Rich.) Perrie, D.J. Ohlsen & Brownsey	EQ	Santos et al., 2005
Cyatheaceae	*Alsophila setosa* Kaulf.	AB	Andrade et al., 2014
	Alsophila sternbergii (Sternb.) D.S.Conant	AB	Andrade et al., 2014
	Cyathea atrovirens (Langsd. & Fisch.) Domin	AB	Andrade et al., 2014
	Cyathea delgadii Sternb.	AB	Andrade et al., 2014
	Cyathea dichromatolepis (Fée) Domin	AB	Andrade et al., 2014
	Cyathea phalerata Mart.	AB	Andrade et al., 2014; Brighente et al., 2007; Hort et al., 2008
		IM	Brighente et al., 2007; Hort et al., 2008; Pizzolatti et al., 2007;
Dennstaedtiaceae	*Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum* (Kaulf.) Thomson	EQ	Santos et al. 2005
		AB	Andrade et al., 1977; Barros et al., 1987; Basile et al., 1981; Brasileiro-Filho et al., 1996; Campos-da-Paz et al., 2008; Cruz e Bracarense, 2004; Cruz et al., 2003; 2005; Döbereiner et al., 1966; Falbo et al., 2005; Fernandes et al., 1990; França et al., 2002; Freitas et al., 2000a; Furlan et al., 2014; Gava et al., 2002; Gerenutti et al., 1992; 1993; 1994; Latorre et al., 2009; Lindsey 2003; Marçal e Campos Neto 1996; Marçal et al., 2002; Marliére et al., 1994; 1998; 2002; Moura et al., 1988; Oliveira et al., 1995; Pereira et al., 2008; Recouso et al., 2003; Ribeiro et al., 1992; 1995; Rissi et al., 2007; Santos et al., 1986; 1987; 1990; 1992; 2006a; Silva et al., 2000; Souto et al., 2006; Souza e Graça 1993; Tokarnia et al., 1967; 2002
	Pteridium caudatum (L.) Maxon	AB	Freitas et al., 2000b; Furlan et al., 2014

Dicksoniaceae	*Dicksonia sellowiana* Hook.	AB	Bora et al., 2005; Rattmann et al., 2009; 2011; 2012; Souza et al., 2020
Didymochlaenaceae	*Didymochlaena truncatula* (Sw.) J.Sm.	AB	Andrade et al., 2014
Dryopteridaceae	*Lastreopsis amplissima* (C.Presl) Tindale	AB	Andrade et al., 2014
Equisetaceae	*Equisetum arvense* L.	AB	Baracho et al., 2009; Carneiro et al., 2014; Do Monte et al., 2004; Santos Jr. et al., 2005a; b
	Equisetum giganteum L.	IM	Danielski et al., 2007; Michelin et al., 2005;
	Equisetum hyemale L.	AB	Alves et al., 2016; Oliskovicz et al., 2006; Queiroz et al., 2015
Gleicheniaceae	*Dicranopteris flexuosa* (Schrad.) Underw.	EQ	Campos et al., 2008; Müller et al., 2007; Soares e Vieira, 2000
	Gleichenella pectinata (Willd.) Ching	EQ	Campos et al., 2008; Müller et al., 2007; Peres et al., 1998; Soares e Vieira, 2000
	Sticherus bifidus (Willd.) Ching	EQ	Soares e Vieira, 2000
	Sticherus nigropaleaceus (J.W.Sturm) J.Prado & Lellinger	EQ	Soares e Vieira, 2000
	Sticherus pruinosus (Mart.) Ching	EQ	Müller et al., 2007; Soares e Vieira, 2000
Lycopodiaceae	*Palhinhaea cernua* (L.) Franco & Vasc.	EQ	Santos et al., 2005

Lygodiaceae	*Lygodium venustum* Sw.	AB	Morais-Braga et al., 2012; 2013; 2016
Nephrolepidaceae	*Nephrolepis cordifolia* (L.) C.Presl	AB	Souza et al., 2020
	Nephrolepis pectinata (Willd.) Schott	IM	Gomes et al., 2017
Polypodiaceae	*Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota	AB	Suffredini et al., 1999
		EQ	Rocha et al., 2020
	Microgramma vacciniifolia (Langsd. & Fisch.) Copel.	EQ	Peres et al., 2009; Santos et al., 2005; 2022
		IM	Patitucci et al., 1995; Peres et al., 2009
		AB	Albuquerque et al., 2014a;b; Ferreira et al., 2020; Patriota et al., 2017; Peres et al., 2009; Siqueira et al., 2020
	Phlebodium aureum (L.) J.Sm.	IM	Patitucci et al., 1995
	Pleopeltis pleopeltifolia (Raddi) Alston	IM	Patitucci et al., 1995
	Serpocaulon catharinae (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	EQ	Santos et al., 2005
	Serpocaulon latipes (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	EQ	Esteves e Felippe, 1990
		IM	Esteves e Felippe, 1990
	Serpocaulon menisciifolium (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	IM	Patitucci et al., 1995
	Serpocaulon triseriale (Sw.) A.R.Sm.	AB	Barros et al., 1989
		EQ	Santos et al., 2005

Pteridaceae	*Adiantopsis flexuosa* (Kunze) Link-Pérez & Hickey	IM	Salatino e Prado, 1998
	Adiantopsis radiata (L.) Fée	EQ	Peres et al., 2004; Santos et al., 2005
	Adiantum capillus-veneris L.	EQ	Meinerz et al., 2008
	Adiantum latifolium Lam.	AB	Nonato et al., 2011
	Adiantum raddianum C.Presl	EQ	Santos et al., 2005
		AB	Bresciani et al., 2003; Souza et al., 2009
		IM	Bresciani et al., 2003
	Adiantum serratodentatum Willd.	EQ	Peres et al., 2004
	Adiantum tetraphyllum Willd.	EQ	Melos et al., 2007; Peres et al., 2004
		IM	Melos et al., 2007
	Doryopteris collina (Raddi) J.Sm.	EQ	Santos et al., 2005
	Doryopteris concolor (Langsd. & Fisch.) Kuhn & Decken	IM	Salatino e Prado, 1998
	Doryopteris varians (Raddi) J.Sm.	EQ	Santos et al., 2005
	Hemionitis tomentosa (Lam.) Raddi	EQ	Santos et al., 2005
	Lytoneuron ornithopus (Mett. ex Hook. & Baker) Yesilyurt	IM	Salatino e Prado, 1998
	Mineirella goyazensis (Taub.) Ponce & Scataglini	IM	Salatino e Prado, 1998
	Ormopteris cymbiformis (J.Prado) T.Barbará	IM	Salatino e Prado, 1998
	Ormopteris gleichenioides (Gardner) J.Sm	IM	Salatino e Prado, 1998
	Ormopteris pinnata (Kaulf.) Lellinger	IM	Salatino e Prado, 1998
	Ormopteris riedelii (Baker) T.Barbará	IM	Salatino e Prado, 1998
	Pityrogramma calomelanos (L.) Link	EQ	Peres et al., 2004
		AB	Souza et al., 2012; 2013a; b
	Pityrogramma ebenea (L.) Proctor	IM	Miraglia et al., 1985
	Pteris altissima Poir.	IM	Salatino e Prado, 1998

Pteridaceae.	*Pteris angustata* (Fée) C.V.Morton	IM	Salatino e Prado, 1998
	Pteris decurrens C.Presl	IM	Salatino e Prado, 1998
	Pteris deflexa Link	IM	Salatino e Prado, 1998
	Pteris denticulata Sw.	EQ	Peres et al., 2004
	Pteris denticulata var. *tristicula* (Raddi) J.Prado	IM	Salatino e Prado, 1998
	Pteris podophylla Sw.	IM	Salatino e Prado, 1998
	Pteris propinqua J.Agardh	IM	Salatino e Prado, 1998
	Pteris quadriaurita Retz.	IM	Salatino e Prado, 1998
	Pteris splendens Kaulf.	IM	Salatino e Prado, 1998
	Pteris vittata L.	IM	Salatino e Prado, 1998
	Vittaria lineata (L.) Sm.	AB	Andrade et al., 2014
Salviniaceae	*Salvinia auriculata* Aubl.	AB	Lima et al., 2013; Rossi et al., 2011
Selaginellaceae	*Selaginella convoluta* (Arn.) Spring	AB	de Sá et al. 2012
	Selaginella muscosa Spring (Arn.) Spring	EQ	Santos et al., 2005
	Selaginella sellowii Hieron.	EQ	Santos et al., 2005
	Selaginella sulcata (Desv. ex Poir.) Spring	EQ	Santos et al., 2005
Thelypteridaceae	*Macrothelypteris torresiana* (Gaudich.) Ching	EQ	Santos et al., 2005

4. Ecologia química

No âmbito da ecologia química, as pesquisas sobre os efeitos alelopáticos de extratos de licófitas e samambaias predominam. Os órgãos dos quais foram obtidos os extratos para esses estudos foram, principalmente, as frondes verdes; além disso, foram analisadas frondes secas, frondes férteis e estéreis e, também, os rizomas. A alelopatia é conhecida como o efeito que uma planta exerce sobre o crescimento e/ou germinação de outra (negativo ou positivo) e ocorre por meio da produção de substâncias químicas que são liberadas no meio ambiente, os aleloquímicos (Ferreira, 2004; Taiz e Zeiger, 2013).

Nesses estudos, as famílias Gleicheniaceae e Pteridaceae se destacam, sendo *Gleichenella pectinata* e *Dicranopteris flexuosa* (figura 4A) as principais espécies de Gleicheniaceae estudadas e espécies do gênero *Adiantum* da família Pteridaceae. As espécies da família Gleicheniaceae formam densas populações, os "gleiqueniais" (figura 4B), que podem ser atribuídos ao seu desenvolvimento foliar indeterminado, com suas frondes se apoiando sobre outras plantas e, adicionalmente ao seu efeito alelopático.

Em *G. pectinata*, os extratos aquosos e frações n-butanólicas obtidas de rizomas, frondes jovens e de frondes verdes e secas foram utilizados em bioensaios para verificar a germinação de sementes de alface (*Lactuca sativa* L. – Asteraceae). Adicionalmente, a germinação de *Clidemia hirta* (L.) D.Don (Melastomataceae), espécie que ocorre nas mesmas áreas que populações de *G. pectinata*, foi avaliada (Peres et al., 1998). Efeitos alelopáticos foram observados nos extratos obtidos em diferentes épocas do ano, especialmente na primavera e outono. Os extratos aquosos atrasaram a germinação de *C. hirta*, mas a taxa de germinação aumentou em relação ao controle. Diferentemente, as frações n-butanólicas anteciparam e aumentaram a taxa de germinação de *C. hirta*, mas inibiram a germinação de *L. sativa*. Os autores sugeriram que os princípios ativos de *G. pectinata* podem ter alterado, de maneira significativa, as estratégias de germinação de *C. hirta*, e isso pode ter consequências na dinâmica populacional durante as diferentes estações do ano.

G. pectinata e outras espécies da família Gleicheniaceae, coletadas na Zona da Mata, Minas Gerais, foram testadas por Soares e Vieira (2000). Os extratos aquosos de frondes verdes e senescentes de *Dicranopteris flexuosa*, *G. pectinata*, *Sticherus bifidus*, *Sticherus pruinosus* e *Sticherus nigropaleaceus* foram testados para verificar a germinação e o desenvolvimento de radículas de alface. Os autores rela-

taram que a inibição da germinação foi causada pelos extratos das frondes verdes de todas as espécies e pelos extratos das frondes senescentes de *D. flexuosa*, *S. bifidus* e *S. nigropaleaceus*. Todos os extratos também inibiram o crescimento da radícula e induziram necrose. Entretanto, em sementes de cebola, extratos de *D. flexuosa*, *G. pectinata* e *S. pruinosus* induziram a aceleração da germinação e estimularam o crescimento da radícula e do coleóptilo (Müller et al., 2007).

Os extratos etanólicos de frondes de *D. flexuosa* e suas frações reduziram o índice de velocidade de germinação (IVG) de sementes de alface e tomate, mas não interferiram no IVG de sementes de cebola e do trigo (Silva et al., 2011). Quando esses extratos foram utilizados em ensaios conduzidos em vasos, em casa de vegetação, a emergência das plântulas não foi afetada, e houve estímulo ao crescimento da raiz do tomate e inibição do crescimento das raízes de monocotiledôneas testadas.

Os extratos aquosos obtidos de frondes estéreis ou férteis de *G. pectinata*, testados nas espécies daninhas *Echinochloa crus-galli* (L.) P.Beauv. (Poaceae), *Ipomoea grandifolia* (Dammer) O'Donell (Convolvulaceae) e *Euphorbia heterophylla* Desf. (Euphorbiaceae), pouco afetaram a porcentagem e o tempo de germinação dessas espécies, entretanto inibiram o tamanho das plântulas (Voltarelli et al., 2012).

Essa variedade de efeitos apresentados pelos extratos em diferentes espécies demonstra que as respostas são alvo-específicas, tornando evidente o potencial para o desenvolvimento de novos produtos e para a proteção contra plantas daninhas utilizando substâncias de samambaias.

O efeito citotóxico de extratos de *G. pectinata* e *D. flexuosa* nos meristemas das raízes de milho (*Zea mays* L.– Poaceae) e alface foi caracterizado pela redução do crescimento da raiz, que ocorreu como resultado da inibição da mitose e da indução de aberrações cromossômicas e de morte celular, além dos efeitos típicos de toxicidade (Campos et al., 2008). Os autores observaram também que os extratos feitos com plantas coletadas na estação chuvosa induziram efeitos mais intensos, e sugeriram uma possível participação da chuva na liberação das substâncias ativas.

Figura 4: A – *Dicranopteris flexuosa*. B – "Gleiquenial" formado pela densa cobertura de espécies da família Gleicheniaceae

Fonte: Marcelo Guerra Santos.

A família Pteridaceae é a segunda mais estudada quanto aos efeitos alelopáticos. Extratos etanólicos de frondes verdes das espécies *Adiantopsis radiata*, *Adiantum serratodentatum*, *Pteris denticulata*, *Adiantum tetraphyllum* e *Pityrogramma calomelanos* foram testados para avaliar a germinação e o crescimento de radículas e hipocótilos de cebola (*Allium cepa* L. – Amaryllidaceae) e alface. Os autores não observaram efeitos dos extratos das cinco espécies na germinação de alface e cebola, entretanto, observaram uma resposta diferencial de inibição de crescimento, caracterizada pela redução do crescimento da radícula, oxidação do ápice radicular e ausência de pelos radiculares. Os autores discutiram a possível diferença de composição de aleloquímicos das espécies de samambaias analisadas (Peres et al., 2004) e destacaram as respostas alvo-específicas, devido às respostas distintas em monocotiledôneas e dicotiledôneas.

Melos et al. (2007) observaram o efeito alelopático de *A. tetraphylum*, coletada no estado de Mato Grosso do Sul. Eles relataram a presença de uma mistura contendo ésteres de ácidos graxos e flavonoides isolados, diterpenos, triterpenos e um esterol. Não foram feitos bioensaios com as substâncias purificadas.

Para a família Polypodiaceae, foram realizados ensaios sobre os efeitos alelopáticos de extratos brutos etanólico e hexânico, em acetato de etila e frações hidroetanólicas de frondes de *Microgramma vacciniifolia* (Peres et al., 2009). No bioensaio, foram testadas a germinação e o desenvolvimento de radículas e

hipocótilos de alface e de radículas e coleóptilos de cebola. O extrato e as frações atrasaram a germinação, reduziram a porcentagem de sementes germinadas, inibiram o crescimento de radícula e promoveram alterações morfológicas. Os autores sugeriram que a atividade alelopática dessa espécie ocorre provavelmente devido ao alto conteúdo de fenóis totais.

Os extratos brutos aquosos e etanólicos de *Serpocaulon latipes* (figura 5B) inibiram a germinação de sementes de alface (Esteves e Felippe, 1990). De maneira mais interessante, o extrato bruto obtido com metanol:água (1:1) a partir de segmentos da fronde inibiu a germinação de esporos da própria planta. Essa atividade foi atribuída à presença de cumarina e pode explicar, segundo os autores, por que *Serpocaulon latipes* é frequentemente encontrado em ilhas de vegetação monoespecífica.

Extratos aquosos obtidos de frondes secas de *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia* e *Anemia villosa* (Anemiaceae) inibiram a germinação e o desenvolvimento de plântulas de alface, entretanto a inibição não foi observada pelos extratos obtidos de frondes verdes (Moraes et al., 2003). Esse estudo diferiu dos outros, nos quais os extratos obtidos de material fresco foram mais eficazes para induzir mudanças no desenvolvimento das espécies analisadas. Subsidiados por estudos histoquímicos, os autores sugeriram que as substâncias fenólicas podem ser as responsáveis pelos efeitos observados.

Esses estudos evidenciaram o potencial das samambaias como fonte de produtos que podem ser utilizados na agricultura, entretanto é necessário ampliar pesquisas, com a identificação de seus componentes e os bioensaios para avaliar os efeitos em outras espécies de interesse. Nesse aspecto, a substância Selligueaina A, isolada a partir de frondes verdes de *Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum* (Dennstaedtiaceae), foi detectada também na serrapilheira e na solução do solo. Essa substância inibe o crescimento inicial de raízes e caules de gergelim (*Sesamum indicum* L. – Pedaliaceae) (Jatobá et al., 2016).

Além da atividade alelopática, a cianogênese (figura 2) foi outro aspecto abordado na área de ecologia química. Em um levantamento mensal da ocorrência de cianogênese ao longo do ano, em afloramento rochoso, foram analisadas 19 espécies, distribuídas em 13 gêneros e 9 famílias (Santos et al., 2005). Os resultados mostraram que 9,9% das amostras foram cianogênicas, principalmente as da família Polypodiaceae, da qual todas as espécies apresentaram cianogênese. *M. vacciniifolia* e *P. esculentum subsp. arachnoideum* foram cianogênicas durante todo o período de análise. A variabilidade na produção de cianogênicos e polimor-

fismo intrapopulacional na habilidade de liberar ácido cianídrico foram também observados.

A prospecção da cianogênese também foi realizada em tecidos galhados e não galhados de *M. squamulosa* e *M. vacciniifolia* (veja o capítulo 12 deste livro para saber mais sobre galhas em samambaias) (Rocha et al., 2020; Santos et al., 2022). Em *M. vacciniifolia*, a frequência da cianogênese foi: frondes estéreis (27,7%), frondes férteis (8,3%), caules não galhados (0%), galhas induzidas por mosquito (15%) e galhas induzidas por micromariposa (0%) (Santos et al., 2021). Em *M. squamulosa*, a cianogênese foi detectada apenas em frondes estéreis (4,5%) (Rocha et al., 2020). O impacto dos insetos galhadores (mosquito e micromariposa) na bioquímica de ácidos fenólicos também foi avaliado em *M. vacciniifolia*, e os resultados indicam que eles promovem alterações espécie-específicas na composição química da samambaia hospedeira (Santos et al., 2022).

Outro estudo observou a produção de fitoalexinas em mesocótilos de sorgo e em cotilédones de soja, induzida por extratos de frondes secas de *Adiantum capillus-veneris* (Pteridaceae), propondo um potencial promissor para a exploração das substâncias bioativas de samambaias em inúmeros extratos, principalmente aqueles contendo substâncias polares (Meinerz et al., 2008). Como a aplicação dos extratos resultou em padrões distintos de resposta, os autores sugerem que as substâncias são distintas e disparam respostas específicas para as espécies.

5. Atividade biológica

As licófitas e samambaias, já na antiguidade, eram consideradas boa fonte de substâncias naturais, como atestam Dioscórides e Galeno em seus tratados (Barros e Andrade, 1997). Contudo, por ser um grupo botânico relativamente pequeno, o número de trabalhos científicos sobre sua atividade biológica, isto é, seus efeitos benéficos ou adversos sobre os organismos, são incipientes se comparados aos estudos com angiospermas.

Os poucos trabalhos tratando de licófitas e samambaias com atividade biológica vêm sendo realizados principalmente em países orientais, onde a medicina natural, que emprega um grande número de ervas, é amplamente utilizada pela maioria da população (Cao et al., 2017). Já, no Brasil, por exemplo, Lorenzi e Mattos (2002) citam apenas duas espécies em sua obra sobre plantas medicinais brasileiras.

Nas últimas décadas tem havido um crescente interesse em estudar o potencial químico e biológico dessas plantas no país, principalmente em espécies cultivadas. Estudos têm mostrado que as samambaias brasileiras são responsáveis por uma série de atividades biológicas, como analgésica (antinociceptiva), anti-inflamatória, antioxidante, antibiótica, antiparasitária, antitumoral, diurética, sedativa, anticonvulsivante, e até mesmo podendo apresentar toxicidade e propriedades cancerígenas. As espécies estudadas juntas representam uma parcela muito pequena do total: 30 espécies, sendo 28 nativas e 2 exóticas (*Equisetum arvense* e *E. hyemale*), representando cerca de 2% da biodiversidade brasileira, estimada em 1.410 espécies de licófitas e samambaias (Samambaias e Licófitas, 2023). Foram realizados diferentes bioensaios *in vitro* e *in vivo* para avaliar a potência biológica de extratos, frações ou substâncias isoladas das espécies estudadas.

A maioria das samambaias listadas na tabela 2 foi avaliada quanto ao seu potencial antioxidante, com resultados relevantes. A maior parte das espécies testadas apresenta potencial de eliminação de radicais livres: *Alsophila setosa*, *A. sternbergii*, *Asplenium serra*, *A. gastonis*, *Blechnum occidentale*, *Cyathea atrovirens*, *C. delgadii*, *C. dichromatolepis*, *C. phalerata*, *Didymochlaena truncatula*, *Lastreopsis amplissima*, *Lomaridium acutum*, *Neoblechnum brasiliense*, *Vittaria lineata* (Andrade et al., 2014; 2017), além das espécies *Dicksonia sellowiana* (figura 5) (Bora et al., 2005), *Equisetum arvense* (Santos Jr. et al., 2005a; b) e *Equisetum hyemale* (Queiroz et al., 2015). Esse potencial antioxidante pode ser explicado pela presença marcante de substâncias fenólicas nesse grupo de plantas, grupo químico que reconhecidamente possui potente atividade antioxidante na prevenção de reações oxidativas e de formação de radicais livres, bem como na proteção contra danos ao DNA das células.

Outra atividade biológica encontrada em espécies de samambaias brasileiras é a antimicrobiana, isto é, a capacidade de matar ou inibir o desenvolvimento de microrganismos, como bactérias, fungos, vírus ou protozoários. Nessa categoria, podemos citar os trabalhos realizados com as seguintes espécies: *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia* (Pinto et al., 2009a); *Equisetum arvense* (Oliveira et al., 2013); *Equisetum hyemale* (Queiroz et al., 2015; Alves et al., 2016); *Lygodium venustum* (Morais-Braga et al., 2012; 2016); *Microgramma vacciniifolia* (Albuquerque et al., 2014a); *Pityrogramma calomelanos* (Souza et al., 2013a); *Salvinia auriculata* (Lima et al., 2013) e *Serpocaulon triseriale* (Barros et al., 1989). Há também espécies cuja atividade antiparasitária foi avaliada e comprovada: *Equisetum hyemale* (Alves

et al., 2016), *Lygodium venustum* (Morais-Braga et al., 2013) e *Pityrogramma calomelanos* (Souza et al., 2012; 2013b).

A espécie *Salvinia auriculata* foi estudada por Rossi et al. (2011) e Lima et al. (2013) para combater a bactéria *Staphylococcus aureus* associada à mastite bovina, que é um processo inflamatório que atinge a glândula mamária das vacas. No primeiro trabalho, os autores demonstraram que o extrato hexânico das raízes de *S. auriculata* conseguiu inibir a produção de biofilme pela bactéria. No trabalho seguinte, os autores conseguiram isolar do extrato hexânico 3 substâncias, caracterizadas como estigmasterol (**42**), estigmasterona (**43**) e friedelinol (**44**), sendo estigmasterona considerada a responsável pela atividade antibacteriana do extrato. Além disso, os autores também avaliaram o potencial antisséptico de um sabonete produzido com o extrato da planta *S. auriculata*. Esse sabonete apresentou uma alta inibição da bactéria *S. aureus* e poderia ser utilizado para controlar a mastite bovina.

Algumas espécies de samambaias têm propriedades medicinais relatadas para o tratamento da dor e inflamação. Com relação à atividade analgésica, Bresciani et al. (2003) realizaram estudo com extratos brutos das frondes de *Adiantum raddianum*, sendo que o extrato em hexano revelou ser responsável por uma forte ação analgésica dose-dependente em ratos, demonstrando ser equiparável ao ácido acetilsalicílico e ao acetaminofeno. O exame fitoquímico desse extrato mostrou ser rico em triterpenos, sendo que dois deles foram testados. Assim, nesse estudo, foi demonstrado que esses metabólitos são responsáveis, pelo menos em parte, pela atividade analgésica encontrada, justificando o uso popular dessa espécie no tratamento da dor. Resultados semelhantes foram descritos por de Sá et al. (2012) para a espécie *Selaginella convoluta*. O extrato etanólico dessa espécie foi eficaz como agente analgésico em vários modelos de dor, sendo sua atividade provavelmente atribuída a mecanismos de inibição de mediadores periféricos e centrais. Além desses, há trabalhos que relatam, ao mesmo tempo, a atividade analgésica e anti-inflamatória, como é o caso dos trabalhos realizados por Nonato et al. (2009; 2011) para *Blechnum occidentale* e *Adiantum latifolium*, respectivamente. Nesses trabalhos, foram avaliadas as ações antinociceptiva (analgésica) e anti-inflamatória do extrato metanólico bruto das frondes de ambas as espécies. Testes *in vivo* foram realizados com diferentes doses do extrato e o efeito analgésico e anti-inflamatório das espécies foi comprovado. Além disso, ambos os estudos demonstraram que a administração sistêmica do extrato metanólico de *B. occidentale* e *A. latifolium* não produziram nenhuma alteração no desempenho motor. Outro estudo

semelhante foi realizado com o extrato hidroalcoólico do caule da espécie *Equisetum arvense* (do Monte et al., 2004). Os resultados indicam que esse extrato exibe um efeito antinociceptivo em modelos químicos de nocicepção não relacionado ao sistema opioide, além de propriedades anti-inflamatórias.

Há algumas samambaias com relatos de consumo humano para o tratamento de diversas enfermidades. O uso do chá de *Microgramma squamulosa* para tratamento de úlceras levou Suffredini et al. (1999) a avaliarem a ação de um extrato bruto dessa espécie contra úlceras agudas causadas por etanol e ácido clorídrico, com uso de misoprostol e cimetidina como substâncias de referência em ambos os testes. O extrato apresentou atividade significativa contra úlcera subcrônica, mas não contra úlceras agudas. Os autores concluem que o mecanismo de ação deve estar relacionado à presença de taninos nos extratos, que induzem uma ação rigorosa, ou à presença de flavonoides, por meio de uma ação sistêmica. Os autores também avaliaram a ação toxicológica subcrônica do extrato bruto por 30 dias, e não houve qualquer evidência de ação toxicológica.

Outra espécie do mesmo gênero, a *Microgramma vacciniifolia,* também apresenta relatos de uso na medicina tradicional. Ela foi avaliada por Siqueira et al. (2020) quanto à atividade antioxidante *in vitro*, mas apresentou baixa atividade. Em ensaio de atividade hemolítica *in vitro* e citotóxica em modelo *in vivo* do microcrustáceo *Artemia salina*, o extrato hidroalcoólico das frondes de *M. vacciniifolia* apresentou moderada atividade hemolítica e baixa bioatividade, respectivamente. Ferreira et al. (2020) também avaliaram a atividade antioxidante e citotóxica de *M. vacciniifolia,* mas usando o extrato hidroalcoólico do caule. Assim como o trabalho de Siqueira et al. (2020), o caule também apresentou baixa atividade antioxidante e citotóxica. Além desse estudo, há o trabalho de Patriota et al. (2017) que relata a purificação e a caracterização de uma lectina multifuncional das frondes de *M. vacciniifolia*, bem como suas propriedades imunomoduladoras em células mononucleares do sangue periférico humano.

Equisetum arvense, popularmente conhecida como "cavalinha" no Brasil, é uma das plantas medicinais mais prescritas no mundo. Essa planta é tradicionalmente usada como diurético, e suas partes aéreas são facilmente encontradas em lojas especializadas em produtos naturais. No Brasil, foi realizado um estudo clínico para avaliar essa atividade e possível toxicidade (Carneiro et al., 2014). Nesse ensaio clínico duplo-cego, randomizado, 36 voluntários saudáveis foram avaliados após o consumo de quatro dias consecutivos do extrato seco padronizado de *E. arvense*. O consumo produziu um efeito diurético nos voluntários que

foi mais forte que o controle negativo e foi equivalente ao controle positivo sem causar alterações significativas na eliminação de eletrólitos. Os exames clínicos e laboratoriais não mostraram alterações antes ou após o experimento, sugerindo que o fármaco é seguro para uso agudo. Contudo, ainda são necessárias mais pesquisas para esclarecer o mecanismo da ação diurética e as outras possíveis ações farmacológicas desse fitomedicamento. Além dessas, outras atividades foram avaliadas. O extrato hidroalcoólico de *Equisetum arvense* foi testado por Santos Jr. et al. (2005a; b) e apresentou efeitos anticonvulsivantes e sedativos nas doses de 200 e 400 mg/kg via intraperitoneal.

O extrato hidroalcoólico obtido a partir de frondes de *Dicksonia sellowiana* (figura 5A) foi testado por Rattman et al. (2009; 2012) e demonstrou uma potente atividade vasodilatadora e hipotensora em ratos. O grupo prosseguiu o estudo com a espécie e investigou a atividade antioxidante desse extrato *in vitro* e *in vivo* (Rattmann et al., 2011). Os resultados indicaram que *Dicksonia sellowiana* tem uma potente atividade de eliminação de peróxido de hidrogênio, ânion superóxido e radical hidroxila. Além disso, tal extrato protege contra o estresse oxidativo induzido por peróxido de hidrogênio em células endoteliais, e previne a lipoperoxidação em ratos.

Andrade et al. (2014) investigaram o perfil químico e os efeitos biológicos de 11 espécies de samambaias nativas do Brasil (tabela 2). Os extratos etanólicos foram testados quanto à sua atividade antioxidante *in vitro*, potencial antiquimiotático (anti-inflamatório), além de ter seus efeitos citotóxicos avaliados. As amostras com maior atividade antioxidante foram os extratos de *Asplenium serra*, *Lastreopsis amplissima* e *Cyathea dichromatolepis*. As espécies *A. serra* e *Didymochlaena truncatula* apresentaram alta atividade antiquimiotática. Nenhum dos extratos apresentou citotoxicidade na concentração mais elevada.

Figura 5: A – *Dicksonia sellowiana*; B – *Serpocaulon latipes*

Fonte: Marcelo Guerra Santos.

As propriedades biológicas do extrato metanólico e suas frações em hexano e diclorometano de *Lomaridium acutum*, *Neoblechnum brasiliense* e *Blechnum occidentale* foram estudadas por Andrade et al. (2016a; 2017) utilizando uma abordagem *multitarget* (vários alvos). A capacidade antioxidante foi avaliada contra os radicais livres e sobre a peroxidação lipídica. A modulação enzimática das monoamina oxidases (MAO) e das colinesterases (alvos relacionados a processos degenerativos) foi avaliada, assim como os efeitos nas células de rato e humanas. O extrato de *Neoblechnum brasiliense* foi o mais ativo, com forte bloqueio de radicais e inibição da peroxidação lipídica, assim como da MAO. Em geral, a fração diclorometano de *N. brasiliense* apresentou a maior atividade antioxidante. Em relação às modulações enzimáticas, a fração diclorometano de *N. brasiliense* apresentou maior inibição da MAO. Não foram observados efeitos nocivos em células de rato e humanas para todas as amostras testadas. Outro estudo semelhante foi conduzido por Andrade et al. (2016b), utilizando o ácido rosmarínico isolado de *N. brasiliense*, que mostrou um perfil multifuncional *in vitro* caracterizado por efeitos antioxidantes e inibição das enzimas monoamina oxidase (MAO-A e MAO-B) e da catecol-O-metiltransferase (COMT).

Além de atividades biológicas terapêuticas, algumas espécies de samambaias apresentam citotoxicidade. As espécies do gênero *Pteridium*, conhecidas pelo nome popular "samambaia-das-roças", têm sido objeto de estudos para testar sua toxicidade potencial em diversos animais, principalmente gado e cavalos (Andrade et al., 1977; Basile et al., 1981; Fernandes et al., 1990; Gerenutti et al., 1992; Ribeiro et al., 1995; Marçal e Campos-Neto, 1996; Marçal, 2002). Gava et al. (2002) realizaram uma pesquisa epidemiológica sobre intoxicação bovina no estado de Santa Catarina, no período de 1987 a 2001. Esses autores mostraram que tais espécies são algumas das principais causas de envenenamento em bovinos no estado. Esses dados foram ainda confirmados por Rissi et al. (2007), e vários níveis infra-específicos foram adotados. No Brasil, foram reconhecidas duas espécies: *P. esculentum* (G. Forst.) Cockayne e *P. caudatum* (L.) Maxon (Schwartsburd e Pena, 2023). (Veja o capítulo "Sinopse das famílias de licófitas e samambaias no Brasil").

Vários trabalhos descrevem a intoxicação e a incidência de neoplasias em vacas associadas ao consumo espontâneo dessas espécies de samambaia (Tokarnia et al., 1967; Souza e Graça, 1993; Marçal et al., 2002; Tokarnia et al., 2002; Souto et al., 2006). Falbo et al. (2005) apresentaram alterações hematológicas, bioquímicas, urinárias e histopatológicas por exames clínicos e laboratoriais em bovinos intoxicados por samambaia. Dados relativos a características epidemiológicas, toxicológicas, clínicas e patológicas observadas em animais envenenados por *P. esculentum* subsp. *arachnoideum* foram descritos por França et al. (2002).

Outros trabalhos abordam as propriedades clastogênicas e aneugênicas (Santos et al., 2006a; Pereira et al., 2008) e as propriedades de apoptose (Ribeiro et al., 1992; Lindsey 2003) induzidas por esse grupo de espécies. Os ratos tratados com *Pteridium caudatum* também apresentaram danos no DNA (Freitas et al., 2000b). Estudos relataram que *P. esculentum* subsp. *arachnoideum* pode induzir tumores e cânceres (Santos et al., 1992; Gerenutti et al., 1994; Brasileiro-Filho et al., 1996; Silva et al., 2000; Cruz et al., 2003). Esse é um problema, principalmente na região de Ouro Preto, no estado de Minas Gerais, onde o báculo dessa samambaia é consumido por seres humanos (Santos et al., 1986; Marliére et al., 1994, Marliére, 1998).

Esse fato levou Santos et al. (1987) a avaliarem o potencial carcinogênico em ratos Wistar alimentados com *P. esculentum* subsp. *arachnoideum* durante 70 semanas. Os animais foram então sacrificados e cuidadosamente examinados para verificação da presença de tumores. Todos os animais submetidos a essa dieta apresentaram tumores no trato gastrointestinal, principalmente no íleo, a maioria

dos quais foram caracterizados como lesões malignas (sarcomas e carcinomas), mas também foram encontrados adenomas benignos. Não houve tumores em animais do grupo controle. Esses dados demonstram claramente o potencial carcinogênico dessa espécie para os ratos. Moura et al. (1988) observaram aberrações cromossômicas em bovinos criados em pastagem invadida por *Pteridium*. A frequência de aberrações cromossômicas estruturais detectadas em células sanguíneas periféricas foi significativamente maior quando comparada com a detectada em animais criados em pastagem que não contém *Pteridium*. Recouso et al. (2003) mostraram que o aumento significativo dos níveis de anormalidades cromossômicas, como rupturas de cromátides em linfócitos periféricos cultivados, pode ser verificado, por análise citogenética, em consumidores humanos de samambaia. Santos et al. (1990) mostraram a indução de tumores em ratos e a oncogenicidade de samambaias (*P. esculentum* subsp. *arachnoideum*) de Ouro Preto, Brasil.

Oliveira et al. (1995) concluíram que baixas doses de *Pteridium* na dieta não promovem a carcinogênese da bexiga após um período de 32 semanas de exposição. Freitas et al. (2002) investigaram possíveis alterações genômicas em alguns tumores malignos induzidos por samambaias em ratos para mutações nos genes associados ao câncer colo-retal, no entanto, nenhuma mutação foi encontrada nos tumores.

Cruz et al. (2005) também observaram a indução de tumores no íleo de ratos tratados com brotos de *P. esculentum* subsp. *arachnoideum* coletados no estado do Paraná. O norsesquiterpeno ptaquilosídeo (figura 3B), um intermediário glicosídico da biossíntese de pterosídeos, é atualmente considerado o principal responsável pela toxicidade de *Pteridium*, sendo mutagênico e também indutor de câncer (Yamada et al., 2007). Nos seres humanos, há três maneiras de ser intoxicado: ingestão direta da planta, contato físico por ingestão ou inalação de esporos de água contaminada e ingestão de leite cru de animais que comem a planta (Cruz e Bracarense, 2004; Campos-da- Paz et al., 2008).

Os inseticidas verdes, ou seja, substâncias de origem vegetal com alta eficiência e especificidade, não neurotóxicas e de baixa persistência no ambiente, têm-se revelado uma alternativa aos inseticidas convencionais (Koul et al., 2008). As samambaias apresentam um potencial promissor ainda inexplorado para a pesquisa de substâncias para uso como inseticidas verdes. Os fitoecdisteroides, por exemplo, encontrados em diversas espécies de samambaias, têm uma conhecida ação como regulador de crescimento de insetos (Soeder, 1985; Vetter, 2018). Em recente revisão sobre o potencial de samambaias e licófitas com ação inseticida, Lima et al. (2022) identificaram 47 espécies de samambaias e duas de licófitas

com atividade inseticida, repelente ou reguladora do crescimento de insetos de importância médica e agrícola. Souza et al. (2020) avaliaram a atividade inseticida dos extratos etanólicos brutos de *Dicksonia sellowiana* (figura 5A) e *Nephrolepis cordifolia*. O extrato de *N. cordifolia* foi responsável por 63% de mortalidade dos insetos, enquanto o extrato de *D. sellowiana* apresentou 50%. Os extratos também promoveram atrasos no período de muda e metamorfose dos insetos.

6. Identificação molecular

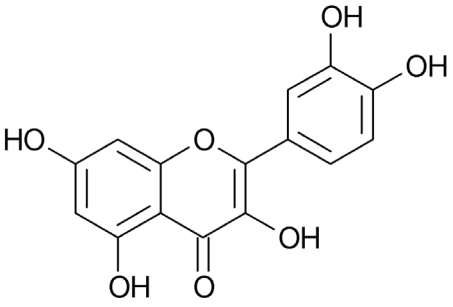
Os poucos estudos no Brasil que se referem à química de licófitas e samambaias indicam a presença ubíqua de flavonoides e terpenoides. Além dessas classes químicas, há ainda o registro de taninos, saponinas e esteroides. Entretanto, vale destacar que uma parte dos estudos que indicaram a presença desses metabólitos foi prospectiva, não se preocupando com o isolamento e a elucidação estrutural das substâncias químicas. Assim, o trabalho de Suffredini et al. (1999) descreve a reação positiva do extrato bruto hidroalcoólico de *Microgramma squamulosa* e suas partições em etanol e etanol:água (1:1) para taninos e flavonoides. O mesmo tipo de estudo foi conduzido por do Monte et al. (2004), com o extrato hidroalcoólico de *Equisetum arvense*, resultando em uma resposta positiva à presença de taninos, saponinas, flavonoides e esteroides. Da mesma forma, estudos colorimétricos conduzidos com o extrato bruto etanólico das frondes de *Nephrolepis pectinata* indicaram a presença de açúcares redutores, além de catequinas e taninos condensados (Gomes et al., 2017).

Além desses estudos de prospecção química, há estudos visando determinar a concentração de substâncias, sem isolamento prévio, como o trabalho de Bora et al. (2005), que determina a quantidade de substâncias fenólicas, pelo método colorimétrico de Folin–Ciocalteu, relacionadas à atividade antioxidante de *Dicksonia sellowiana*. Como esperado, essa atividade foi diretamente proporcional à concentração de polifenóis na amostra e a fração em acetato de etila resultante da partição do extrato bruto pareceu ser a mais ativa e, portanto, continha uma maior concentração dessas substâncias. De modo similar, Esteves e Felippe (1990) coletaram *Serpocaulon latipes* (figura 5B) no cerrado do estado de São Paulo e quantificaram, sem isolamento prévio, fenóis e cumarina no extrato em metanol:água (1:1) das frondes. A identificação foi obtida a partir da análise em cromatografia em camada fina em comparação com padrões, e de seu espectro de ultravioleta (UV).

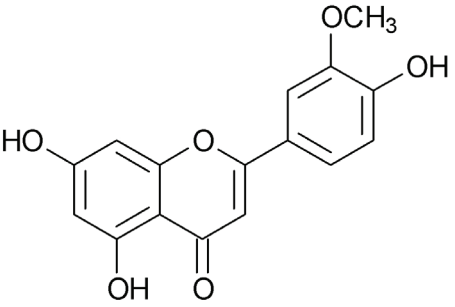
Um dos trabalhos mais representativos visando à caracterização do perfil químico foi publicado por Salatino e Prado (1998) que avaliou a presença de flavonoides em Pteridaceae, tendo como foco a distribuição de flavonoides em ceras epicuticulares, embora uma das características observadas, na maior parte das espécies brasileiras de Pteridaceae, seja exatamente a ausência de material recobrindo a fronde. Foram analisadas espécies de duas subfamílias de Pteridaceae, Cheilanthoideae (*Adiantopsis, Mineirella, Doryopteris, Lytoneuron e Ormopteris*) e Pteridoideae (*Pteris*) (Veja Tabela 2). A distribuição dos flavonoides observados indicou sua possível utilização como marcadores taxonômicos dessas duas subfamílias, uma vez que as espécies pertencentes à Cheilanthoideae apresentaram exclusivamente a produção de flavonóis, e os representantes de Pteridoideae produziram predominantemente flavonas e flavonóis (tabela 1, estruturas 2, 11-18). Assim, as espécies brasileiras pertencentes a essas duas subfamílias podem ser separadas de acordo com seus padrões flavonoídicos. Cheilanthoideae parece mostrar mais caracteres derivados, o que é apoiado por um perfil químico mais restrito e homogêneo, sendo caracterizado pela produção exclusiva de flavonóis, enquanto Pteridoideae é caracterizada pela produção de flavonas e flavonóis. O estudo de Salatino e Prado (1998) também sugere correlações entre o perfil flavonoídico e os padrões de venação em *Pteris*, além da variação intraespecífica baseada em padrões de proteção de hidroxilas flavonoídicas.

Estudos realizados por Andrade et al. (2014) evidenciaram em *Asplenium gastonis* outro tipo flavonoídico. A análise dos cromatogramas obtidos por cromatografia líquida do extrato etanólico das partes aéreas de *A. gastonis*, bem como os espectros de UV, em comparação com padrões, evidenciou, além de substâncias com estruturas relacionadas à quercetina (**11-14**), a flavanona hesperidina [**15**]. Ainda nesse estudo, foi analisado o extrato etanólico de *Asplenium serra*, que apresentou a xantona mangiferina [**16**] como componente majoritário.

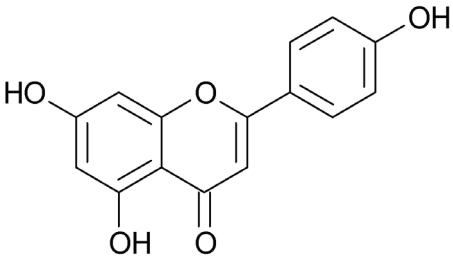
De acordo com Miraglia et al. (1985), uma nova substância isolada a partir das frondes de *Pityrogramma ebenea* foi identificada como 2',6'-diidroxi-4,3'-dimetoxi-4',5'-metilenodioxidiidrochalcona [**17**]. O mesmo trabalho também descreve a identificação do flavonoide (2S)-5,7-diidroxi-4'-metoxi-6,8-dimetilflavanona [**18**] em outra samambaia, *Parablechnum cordatum*



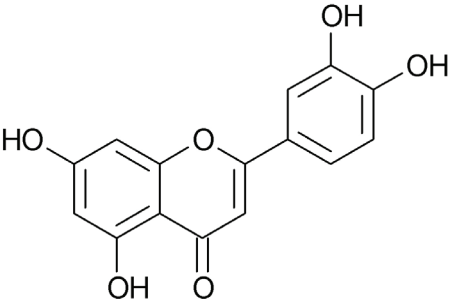
[**11**] Quercetina
Asplenium gastonis



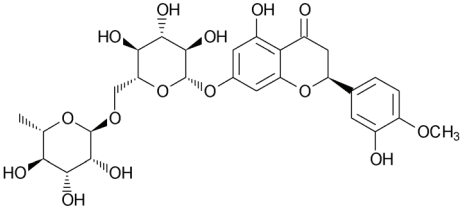
[**12**] Chrysoeriol
Asplenium gastonis



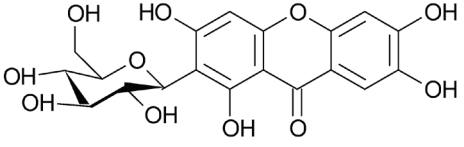
[**13**] Apigenina
Asplenium gastonis



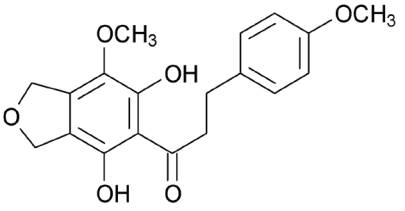
[**14**] Luteolina
Asplenium gastonis



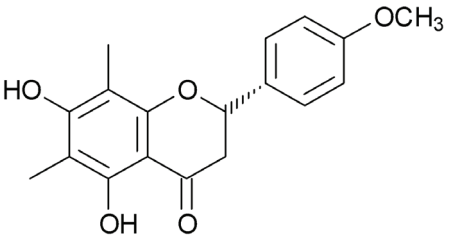
[**15**] Hesperidina
Asplenium gastonis



[**16**] Mangiferina
Asplenium serra



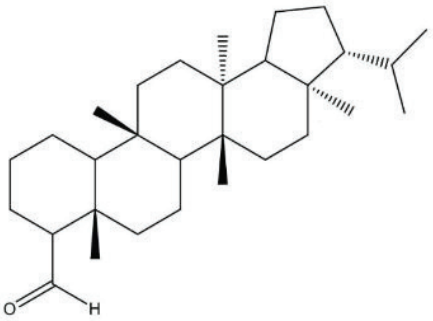
[**17**] 2',6'-diidroxi-4,3'-dimetoxi-4',5'-metilenodioxidiidrochalcona
Pityrogramma ebenea



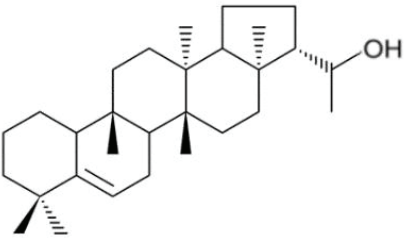
[**18**] (2S)-5,7-diidroxi-4'-metoxi-6,8-dimetilflavanona
Parablechnum cordatum

Estudos de Bresciani et al. (2003) demonstraram a presença de terpenoides como metabólitos predominantes em *Adiantum raddianum*, o que já foi observado para espécies cultivadas no Japão e em outros países. A análise fitoquímica da partição em hexano do extrato bruto metanólico de frondes de *A. raddianum* levou ao isolamento de quatro triterpenoides conhecidos: filiceno [**5**], filicenal [**19**], adiantol [**20**] e isoadiantona [**21**]. Outros terpenos também foram detectados, mas não puderam ser isolados devido às suas baixas concentrações.

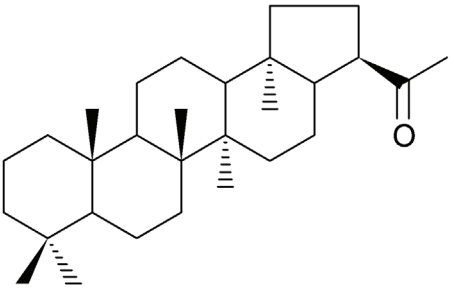
Melos et al. (2007) isolaram, a partir do extrato etanólico bruto de *Adiantum tetraphyllum*, uma mistura de ésteres dos ácidos carboxílicos de cadeia longa, identificados por cromatografia em fase gasosa (CG) como ésteres etílicos dos ácidos palmítico, petroselínico, oleico, (Z)-vacênico, esteárico, linoleico, decosahexenoico, α-linolênico, margárico, araquídico e behênico. Outras purificações levaram ao isolamento de β-sitosterol, dois triterpenos: 30-*nor*metil-lupan-20-ona [**22**] e hopan-22-ol [**23**], dois diterpenos: fitol [**24**] e fiten-3(20)-1,2-diol [**25**], dois flavonoides: quercetina [**11**] e quercetina-3-*O*-β-D-glicosídeo e uma mistura de ácido ferúlico, ácido cafeico e *p*-hidroxibenzaldeído.



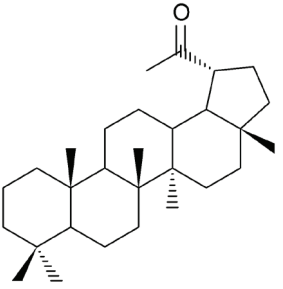
[**19**] Filicenal
Adiantum raddianum



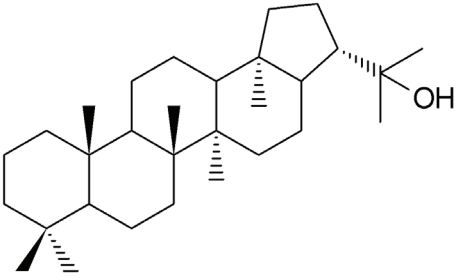
[**20**] Adiantol
Adiantum raddianum



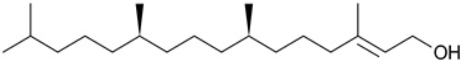
[**21**] Isoadiantona
Adiantum raddianum



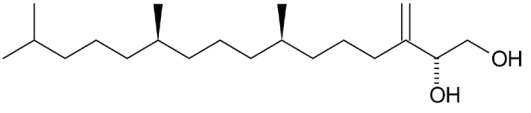
[**22**] 30-*nor*metil-lupan-20-ona
Adiantum tetraphyllum



[**23**] hopan-22-ol
Adiantum tetraphyllum



[**24**] fitol
Adiantum tetraphyllum



[**25**] fiten-3(20)-1,2-diol
Adiantum tetraphyllum

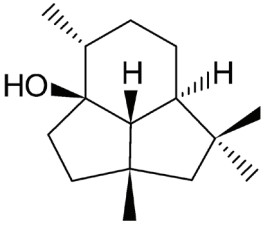
Embora algumas espécies de samambaias possuam um aroma bastante típico, poucos trabalhos no Brasil foram destinados a caracterizar a composição química do óleo essencial. Santos et al. (2003; 2006b) descreveram a presença de isoafricanol [**4**], um sesquiterpeno altamente incomum, encontrado no óleo essencial de *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia*. Esse foi o primeiro relato do esqueleto africano em uma samambaia. Pinto et al. (2007; 2009b) estudaram a composição química do óleo essencial dessa espécie e detectaram a presença de sesquiterpenos dos tipos silfiloperfolano, pré-silfiperfolano, isocumano, cariofilano, pré-nopsano e nopsano. Esses autores descreveram a ocorrência de dois componentes majoritários, pré-silfiperfolano-1-ol [**26**] e silfiperfol-6-eno [**27**]. Análise comparativa, por CG-EM (cromatografia gasosa acoplada a espectrometria de massas), de *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia* selvagem e cultivada mostrou diferenças quali e quantitativa dos seus constituintes voláteis. Assim, na planta selvagem, 27 constituintes (93,4% da fração total) foram identificados, sendo a maioria deles (97,5%) sesquiterpenos, enquanto, na planta cultivada *in vitro*, apenas 7 constituintes totalizaram 97,0% da fração de voláteis, constituída, principalmente, de monoterpenos (79,0%), como α-pineno (20,7%), *trans*-pinocarveol (31,0%) e pinocarvona (27,3%). Já os constituintes principais da planta selvagem foram os silfiperfol-6-eno (11,7%), pré-silfiperfolano-8-ol (21,2%) e 9-epi-pré-silfiperfolano-1-ol (31,3%); esta última também presente nas plantas do cultivo *in vitro*, enquanto as demais não foram detectadas (Pinto et al., 2013). Esse padrão se repete no trabalho de Castilho et al. (2018), que descrevem, pela primeira vez, a formação, *in vitro*, de gametófitos a partir de esporos e o seu desenvolvimento em esporófitos. Foi verificado que esse desenvolvimento independe da composição do meio de cultura e da presença ou não de reguladores de crescimento (ácido jasmônico – AJ e ácido indol-3-acético -AIA); entretanto a adição de AJ, em baixas concentrações, resulta em um aumento da biomassa fresca da planta. A composição de substâncias voláteis presentes nos extratos das plantas cultivadas *in vitro* foi comparada à de espécimes selvagens e os resultados corroboram os já descritos por Pinto et al. (2013), mantendo a prevalência de monoterpenos (69,8 – 89,8%) nas plantas desenvolvidas *in vitro*, em comparação com a predominância de sesquiterpenos (97,5%) nos espécimes selvagens. Os autores acreditam que a inversão verificada na proporção mono/sesquiterpenos entre as plantas crescidas *in vitro* e as selvagens pode estar relacionada à diferença nos níveis de irradiância entre os dois ambientes; uma vez que estudos em angiospermas demonstraram que enzimas da via do metileritritol-fosfato (MEP), uma via da biossíntese de terpenoides, são, de certa forma, afetadas pela luz. Além disso, os

autores discutem também a possível influência do estágio de desenvolvimento das plantas, uma vez que as plantas cultivadas *in vitro* são mantidas em um estágio de planta jovem, o que poderia justificar uma maior expressão de genes relacionados à produção de algumas enzimas envolvidas na produção de monoterpenos. Porém, essa hipótese não recebeu nenhuma evidência experimental no trabalho. É interessante destacar que os sesquiterpenos de esqueleto triquinano, predominantes nas plantas selvagens, são os responsáveis pelo odor amadeirado agradável conferido a essa planta, e sua presença provavelmente tem relação na ecologia da espécie. Além dos componentes majoritários descritos anteriormente por Pinto et al. (2013), foi citada, para as plantas cultivadas *in vitro*, a substância acetato de mirtenila. Já para as plantas selvagens, os componentes majoritários encontrados foram os sesquiterpenos silfiperfol-6-eno (0,6–2,9%), α-guaieno (0,5–2,5%), β-barbateno (1,1–3,9%) e 9-epi-pré-silfiperfolan-1-ol (2,5–5,6%), composição que difere quanti e qualitativamente dos resultados apresentados por Pinto et al. (2013). A utilização dos reguladores de crescimento (AJ e AIA) não foi capaz de manter a produção metabólica das plantas *in vitro* semelhante ao perfil observado nas plantas selvagens, ocorrendo forte diminuição no teor, número e até presença de sesquiterpenos. Por outro lado, o uso desses reguladores induziu uma produção metabólica mais diversa nas plantas cultivadas *in vitro*, em comparação às plantas selvagens.

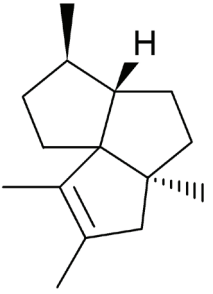
Santos et al. (2013) analisaram o óleo essencial de duas espécies de *Anemia* (Anemiaceae). Em *Anemia raddiana* foram identificadas nove substâncias, sendo o sesquiterpeno β-selineno o componente majoritário. Já em *Anemia hirsuta*, os autores identificaram 13 substâncias, sendo β-cariofileno o principal componente.

Oleoresinas também estão presentes em samambaias, e dois estudos com *Equisetum giganteum* abordaram a sua composição. De acordo com Danielski et al. (2007), essa espécie é capaz de concentrar grandes quantidades de vitaminas e minerais e, além disso, contém grandes quantidades de alcaloides, saponinas e flavonoides (flavonas, isoflavonas, flavonóis e flavanóis). A composição química das oleoresinas dessa espécie, obtida por extração com fluido supercrítico, foi descrita por Michelin et al. (2005), tendo sido observada a presença de hidrocarbonetos e fitoesteroides. Nesse estudo, a composição da oleoresina foi avaliada utilizando fluido supercrítico em diferentes condições operacionais. O perfil químico e o rendimento do procedimento foram comparados com extrações clássicas feitas com solventes orgânicos, tais como *n*-hexano e diclorometano. O rendimento da extração com fluido supercrítico foi cerca de 85% maior quando comparado com a extração com solvente orgânico. De acordo com Michelin et al. (2005),

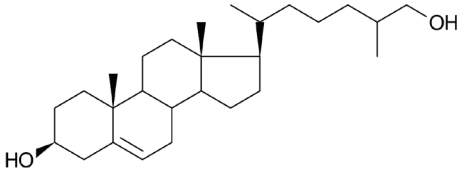
a oleoresina de *E. giganteum* é um material viscoso verde escuro que consiste, basicamente, em substâncias de alto peso molecular. Esse estudo indicou, assim, a capacidade do processo na extração de tais substâncias. Foram identificados os seguintes metabólitos: ácidos dodecanoico; 3-noninoico; 3,6-dimetil decano; *n*-heneicosano; 26-hidroxicolesterol [**28**]; ergosta-4,7,22-trien-3-ona [**29**]; ácido 8,12-dimetil-4Z,8E,12E-octadecanoico; gorgost-5-en-3-β-ol [**30**]; metenolona; 3,7,11,15-tetrametil-acetil-2,6,10,14-hexadecatetraen-1-ol; Z-13-octadecenal e 3,14-diidroxi-bufa-20,22-dienolideo [**31**]. Outras experiências foram realizadas pelo mesmo grupo para avaliar outros parâmetros relacionados com a obtenção da oleoresina de *E. giganteum* em CO_2 supercrítico (Danielski et al., 2007).



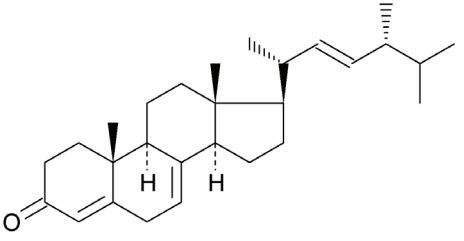
[**26**] pré-silfiperfolano-1-ol
Anemia tomentosa var. *anthriscifolia*



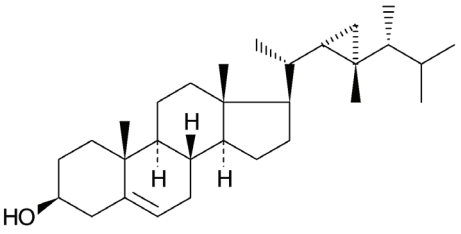
[**27**] silfiperfol-6-eno
Anemia tomentosa var. *anthriscifolia*



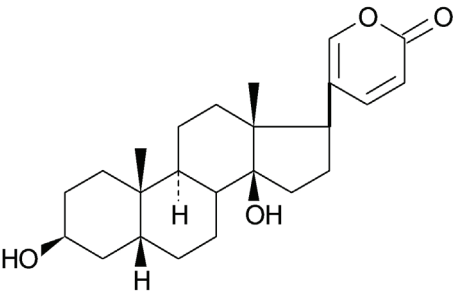
[**28**] 26-hidroxicolesterol
Equisetum giganteum



[**29**] ergosta-4,7,22-trien-3-ona
Equisetum giganteum



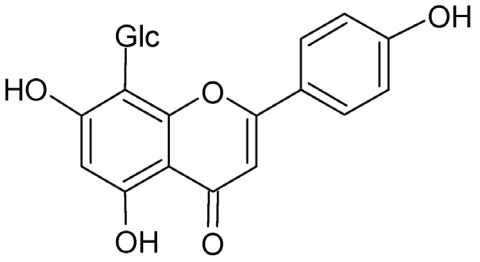
[**30**] Gorgosterol
Equisetum giganteum



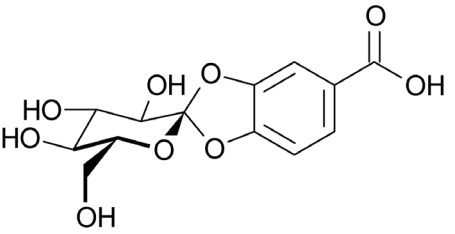
[**31**] 3,14-diidroxi-bufa-20,22-dienolideo
Equisetum giganteum

O gênero *Cyathea* possui alguns registros de estudos fitoquímicos relacionados à produção de triterpenos, ácidos fenólicos e flavonoides, cuja aglicona é, frequentemente, o kaempferol [**2**]. Assim, Brighente et al. (2007) descreveram o isolamento de kaempferol, kaempferol-3-*O*-α-L-rhamnopiranosil-(1→2)-β--D-glicopiranosídeo e ácido 4-*O*-β-D-glicopiranosil-cafeico a partir do extrato hidroalcoólico de amostras de caule fresco de *Cyathea phalerata*. No mesmo estudo, também foram determinados os teores de flavonoides e fenóis totais. A presença de derivados glicosilados de kaempferol também foi descrita por Andrade et al. (2014), tendo sido encontrados no extrato etanólico, obtido por turboextração das partes aéreas de *Cyathea phalerata*. Estudos posteriores realizados por Hort et al. (2008), utilizando material fresco de *C. phalerata*, resultaram no isolamento e na identificação de 9 substâncias: kaempferol-3-neohesperidosídeo (componente principal do extrato), ácido 4-*O*-β-D-glicopiranosil cafeico, 4-*O*-β-D-glicopiranosil *p*-cumárico, ácido 3,4-espiroglicopiranosil protocatecuico, sitosterol β-D-glicosídeo, β-sitosterol [***6***], kaempferol [**2**], vitexina [**32**] e etilgalactosídeo.

Estudos realizados por Pizzolatti et al. (2007), também com *C. phalerata*, coletada no estado de Santa Catarina, mostrou novamente a presença de ácido 4-*O*-β-D-glicopiranosil cafeico, ácido 4-*O*-β-D-glicopiranosil *p*-cumárico, além de ciatenosina A [**33**]. Esse trabalho representou a primeira descrição da ocorrência de um glicosídeo de espiro-ortoéster no reino vegetal.



[**32**] Vitexina
Cyathea phalerata

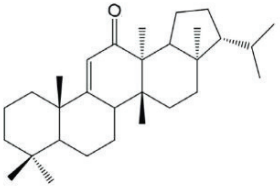


[**33**] Ciatenosina A
Cyathea phalerata

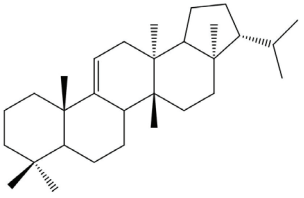
Patitucci et al. (1995) utilizaram cromatografia gasosa de alta resolução acoplada à espectrometria de massas para realizar análise direta de extratos brutos e de extratos pré-fracionados de baixa e média polaridade. Nesse estudo, foram avaliados sete extratos brutos apolares de quatro espécies de Polypodiaceae: *Pleopeltis pleopeltifolia* (esporo e rizoma), *Serpocaulon menisciifolium* (esporo e rizoma) e rizomas de *Phlebodium aureum* (duas variedades) e *Microgramma vacciniifolia*. Desse modo, as substâncias foram detectadas nos extratos e confirmadas por coinjeção com padrões certificados, que podem ser obtidos por isolamento ou síntese prévia. As seguintes substâncias foram isoladas: fern-9(11)-en-12-ona [**34**] do extrato bruto hexânico de *S. menisciifolium*; fern-9(11)-eno [**35**] e 22-acetoxi-hopano [**36**] – ambos obtidos a partir do extrato bruto hexânico de *P. aureum*; ácidos carboxílicos ($C_nH_{2n}O_2$, n=5 a 22) do extrato dos rizomas de *M. vacciniifolia*. Na série de alcanos, foram detectados traços da substância 17βH-22,29,30-tris*nor*hopano [**37**]. Esse é o primeiro registro desse hidrocarboneto em Polypodiaceae. A tabela 3 e as estruturas 34-42 mostram, respectivamente, a distribuição e as estruturas dos triterpenos identificados por Patitucci et al. (1995). Peres et al. (2009) isolaram e identificaram, a partir das frações em hexano e acetato de etila do extrato etanólico bruto de frondes de *Microgramma vacciniifolia*, o esteroide β-sitosterol [**6**], o triterpeno hopan-22-ol [**23**]; uma flavona 6-metoxiapigenina-7-*O*-β-D-alopiranosídeo e uma mistura contendo os ésteres etílicos dos ácidos hexadecanoico, oleico, 15-metil-heptadecanoico e linoleico.

Tabela 3: Triterpenos evidenciados (não isolados) nos extratos analisados por Patitucci et al. (1995)

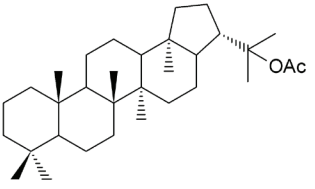
Substância	Espécie vegetal
Hop-22(29)-eno [**38**]	*Serpocaulon menisciifolium* *Phlebodium aureum* *Microgramma vacciniifolia*
Hop-21-eno [**39**]	*Pleopeltis pleopeltifolia* *Serpocaulon meniscifolium* *Phlebodium aureum* *Microgramma vacciniifolia*
22-hidroxi-hopano [**23**]	*Phlebodium aureum*
22-acetoxi-hopano [**36**]	*Microgramma vacciniifolia*
22,29,30-tris-*nor*-hopan-21-ona [**40**]	*Pleopeltis pleopeltifolia* *Serpocaulon meniscifolium* *Phlebodium aureum* *Microgramma vacciniifolia*
Neo-hop-13(18)-eno [**41**]	*Phlebodium aureum*
Fern-9(11)-eno [**35**]	*Pleopeltis pleopeltifolia* *Serpocaulon meniscifolium* *Phlebodium aureum* *Microgramma vacciniifolia*
17(β-H)-22,29,30-tris-*nor*-hopano [**37**]	*Microgramma vacciniifolia*



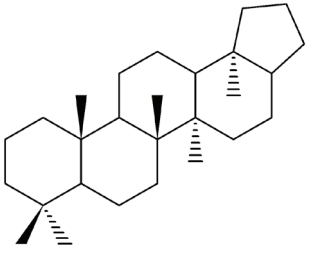
[**34**] fern-9(11)-en-12-ona



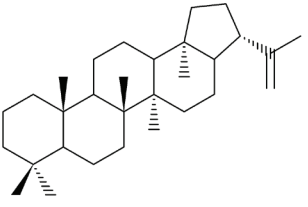
[**35**] fern-9(11)-eno



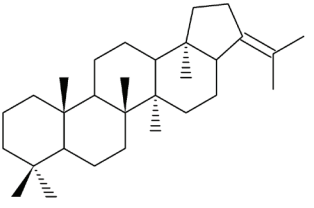
[**36**] 22-acetoxi-hopano



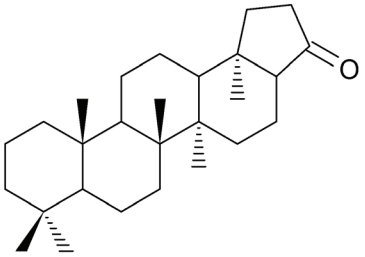
[**37**] 17βH-22,29,30-tris-*nor*-hopano



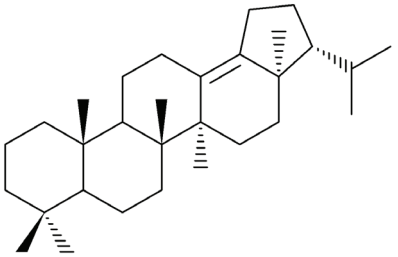
[**38**] hop-22(29)-eno



[**39**] hop-21-eno

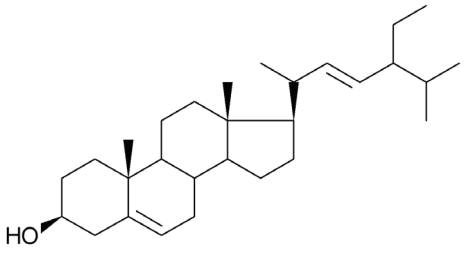


[**40**] 22,29,30-tris-*nor*-hopan-21-ona

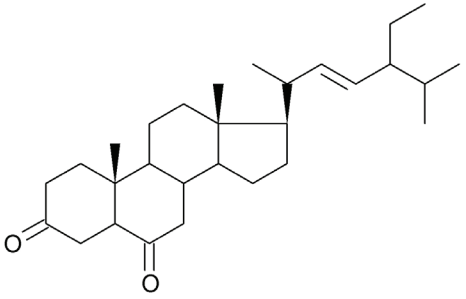


[**41**] neo-hop-13(18)-eno

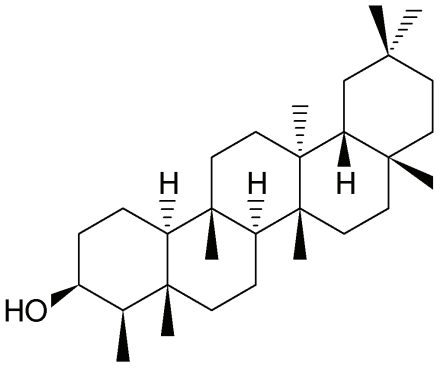
Estudo conduzido por Lima et al. (2013) envolvendo o extrato hexânico das raízes de *Salvinia auriculata* resultou no isolamento de dois esteróis, estigmasterol [**42**] e estigmasterona [**43**] e um triterpeno, friedelinol [**44**], todos caracterizados por meio de métodos espectroscópicos. No referido trabalho, a estrutura de friedelinol está incorreta. Apresentamos aqui a estrutura correta desse metabólito.



[**42**] estigmasterol



[**43**] estigmasterona



[**44**] friedelinol

A tabela 4 traz uma compilação das informações das espécies de samambaias estudadas do ponto de vista químico descritas na literatura. No caso dos componentes voláteis caracterizados em *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia*, foram incluídas apenas as substâncias majoritárias (%>1.5).

Tabela 4: Substâncias isoladas a partir de samambaias ocorrentes no Brasil

Espécies	Órgão	Extrato	Substância	Referência
Adiantopsis flexuosa	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Quercetina diglicosídeo Quercetina triglicosídeo Kaempferol diglicosídeo	Salatino e Prado,1998
Adiantum raddianum	Frondes	Fração hexânica do extrato metanólico bruto	Filiceno, Filicenal, Adiantol, Isoadiantona	Bresciani et al., 2003
Adiantum tetraphyllum	Frondes	Fração hexânica do extrato etanólico bruto	Ésteres dos ácidos palmítico, petroselinico, oleico, esteárico, linoleico, α-linolênico, (*Z*)-vacênico, decosahexenoico, margárico, araquídico e behênico; 30-normetil--lupan-20-ona; hopan-22--ol; fitol; fiten-3(20)-1,2-diol; β-sitosterol	Melos et al., 2007
	Frondes	Fração em acetato de etila do extrato etanólico bruto	Mistura de ácidos ferúlico e cafeico com ρ-hidroxibenzaldeído Quercetina quercetina-3-O-β-D-glicosídeo	Melos et al., 2007
Anemia tomentosa var. *anthriscifolia*	Frondes	Arraste de vapor (óleo essencial)	Isoafricanol	Santos et al., 2006b
	Frondes	Arraste de vapor (óleo essencial)	Pré-silfiperfolano-1-ol Silfiperfol-6-eno	Pinto et al., 2007; 2009b

	Frondes	Destilação e extração simultânea (SDE)	Espécimes selvagens: pré-silperfolan-7-eno; silfiperfolan-6-eno; α-guaieno; β-diidro agarofurano; silfiperfolan-6-α-ol; 9-*epi*-silperfolan-1-ol; pré-silperfolan-8-ol Espécimes cultivados *in vitro*: α-pineno, *trans*-pinocarveol; pinocarvona; acetato de mirtenila; β-barbateno; silfiperfolan-6-eno; α-guaieno; 9-*epi*-silfiperfolan-1-ol	Castilho et al., 2018
Asplenium gastonis	Partes aéreas	Extrato etanólico	Hesperidina	Andrade et al., 2014
Asplenium serra	Partes aéreas	Extrato etanólico	Mangiferina	Andrade et al., 2014
Mineirella goyazensis	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Kaempferol diglicosídeo Quercetina monoglicosídeo Quercetina diglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Cyathea phalerata	Cáudice	Fração em acetato de etila a partir do resíduo aquoso do extrato hidroalcoólico bruto	kaempferol Kaempferol-3-*O*-α-L--rhamnopiranosil-(1→2)-β--D-glicopiranosídeo Ácido 4-*O*-β-D-glicopiranosil cafeico	Brighente et al., 2007
	Cáudice	Extrato etanólico	Ácido 4-*O*-β-D-glicopiranosil cafeico Ácido 4-*O*-β-D-glicopiranosil cumárico Ciatenosina	Pizzolatti et al., 2007

Cyathea phalerata	Cáudice	Extrato hidroalcoólico	Kaempferol-3-*neo*hesperidosídeo Ácido 4-*O*-β-D-glicopiranosil cafeico Ácido 4-*O*-β-D-glicopiranosil cumárico Ácido 3,4-spiroglicopiranosil protocatecuico β-sitosterol, sitosterol-β-D-glicosídeo kaempferol, vitexina, etil-galactosídeo	Hort et al., 2008
Doryopteris concolor	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Kaempferol diglicosídeo Quercetina diglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Equisetum arvense	Caule aéreo	Extrato hidroalcoólico	Reações positivas para for taninos, saponinas, flavonoides e esteroides	Santos Jr. et al., 2005 a; b
	Caule aéreo	Extrato hidroalcoólico	Reações positivas para taninos pirogálicos, esteroides, saponinas e flavonoides	Do Monte et al., 2004
Equisetum giganteum	Partes aéreas	Oleoresina (extração com CO_2 supercrítico)	Ácido dodecanoico, *n*-heneicosano; ester metílico do ácido 3-nonanóico; 3,6-dimetildecano; 26-hidroxicolesterol; ergosta-4,7,22-trien-3-ona; 8,12-dimetil-4Z,8E,12E--octadecatrieno; metenolona, gorgost-5-en-3-ol; 2,6,10,14-hexadecatetraen--1-ol,3,7,11,15-tetrametil--acetato (E,E,E); Z-13-octadecenal; 3,14-diidroxi bufa-20,22-dienolídeo	Michielin et al., 2005
Lytoneuron ornithopus	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Quercetina monoglicosídeo Quercetina diglicosídeo	Salatino e Prado, 1998

Microgramma squamulosa	Rizoma	Extrato etanólico (70%) Partição em clorofórmio Partição em etanol Partição em etanol:água (1:1)	Reações positivas para taninos e flavonoides	Suffredini et al., 1999
Microgramma vacciniifolia	Frondes	Frações em hexano e acetato de etila a partir do extrato etanólico bruto	β-sitosterol; hopan-22-ol; 6-metoxiapigenina-7-O-β-D-alopiranosídeo e uma mistura contendo ésteres etílicos de ácidos carboxílicos	Peres et al., 2009
Ormopteris cymbiformis	Frondes	Extrato metanólico após imersão em $CHCl_3$	Quercetina monoglicosídeo Quercetina diglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Ormopteris gleichenioides	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Quercetina monoglicosídeo Quercetina diglicosídeo Quercetina triglicosídeo Kaempferol diglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Ormopteris pinnata	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Quercetina monoglicosídeo Quercetina diglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Ormopteris riedelii	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Quercetina monoglicosídeo Quercetina diglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Parablechnum cordatum	Frondes	Resíduo clorofórmico após extração de solução alcalina obtida por adição de NaOH ao extrato em $CHCl_3$	(2S)-5,7-Diidroxi-4'-metoxi-6,8-dimetilflavanona	Miraglia et al., 1985
Phlebodium aureum	Rizoma	Precipitação após tratamento do extrato hexânico bruto com acetona	Fern-9(11)-eno 22-acetoxi-hopano	Patitucci et al., 1995
Pityrogramma ebenea	Frondes	Resíduo clorofórmico após extração de solução alcalina obtida por adição de NaOH ao extrato em $CHCl_3$	2',6'-diidroxi-4,3'-dimetoxi-4',5'-metilenodioxidiidrochalcona	Miraglia et al., 1985

Pteris altissima	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Apigenina diglicosídeo; Luteolina monoglicosídeo; Luteolina diglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Pteris angustata	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Crisoeriol monoglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Pteris decurrens	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Luteolina; Luteolina monoglicosídeo	Salatino e Prado,1998
Pteris deflexa	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Kaempferol diglicosídeo Quercetina diglicosídeo	Salatino e Prado 1998
Pteris denticulata var. *tristicula*	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Apigenina monoglicosídeo; Luteolina monoglicosídeo; Luteolina diglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Pteris plumula	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Apigenina monoglicosídeo; Luteolina monoglicosídeo; Luteolina diglicosídeo; Kaempferol monoglicosídeo; Quercetina monoglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Pteris podophylla	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Luteolina monoglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Pteris propinqua	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Apigenina monoglicosídeo; Luteolina diglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Pteris splendens	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Apigenina monoglicosídeo	Salatino e Prado, 1998
Pteris vittata	Frondes	Extrato metanólico (80%) após imersão em $CHCl_3$	Kaempferol monoglicosídeo; Kaempferol diglicosídeo; Quercetina monoglicosídeo; Quercetina diglicosídeo	Salatino e Prado,1998
Salvinia auriculata	Raízes	Extrato hexânico	Estigmasterona; estigmasterol; friedelinol	Lima et al., 2013
Serpocaulon latipes	Frondes	MeOH-água (1:1)	Cumarina	Esteves e Felippe, 1990
Serpocaulon menisciifolium	Rizoma	Fração em Hexano:Benzeno (1:1) a partir do extrato hexânico bruto	Fern-9(11)-en-12-ona	Patitucci et al., 1995

7. Considerações finais

Embora a flora brasileira seja megadiversa, muito pouco é conhecido sobre a ecologia química, atividade biológica e identificação molecular de substâncias de licófitas e samambaias. Menos de 6% da flora de pteridófitas que cresce no Brasil têm recebido alguma atenção sob o aspecto da análise química. Todos os estudos foram realizados em esporófitos e nenhuma análise em gametófitos. Por seu interesse econômico, principalmente agropecuário, a maioria dos trabalhos está concentrada em uma única espécie, *Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum*, com ênfase em atividade biológica.

A partir dos dados aqui apresentados, fica evidente que as licófitas e as samambaias representam um enorme potencial químico de atividade biológica inexplorada, especialmente quando combinados com informações etnobotânicas. Muitas espécies têm sido usadas na medicina popular, mas, na maioria das vezes, elas são denominadas simplesmente samambaias e avencas (Barros e Andrade, 1997; Santos e Sylvestre, 2000), o que dificulta a identificação botânica e, consequentemente, o estudo farmacológico de comprovação de sua atividade biológica.

Abordagens sobre a ecologia química têm sido restritas a determinadas espécies de licófitas e samambaias, entretanto, mostram uma grande perspectiva para o isolamento e o desenvolvimento de produtos a partir dessas plantas, principalmente os aleloquímicos. Apesar de todo o potencial para a detecção de uma infinidade de novas substâncias, foram poucos os estudos de identificação molecular em licófitas e samambaias, o que mostra a necessidade de intensificar os estudos sobre tais aspectos nesses grupos de plantas no Brasil.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) e ao Programa de Incentivo à Produção Científica, Técnica e Artística (PROCIÊNCIA) da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ) pelo apoio financeiro.

Referências

Albuquerque, L. P. et al. "Antifungal activity of *Microgramma vacciniifolia* rhizome lectin on genetically distinct *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* races". *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2014a, 172 (2), p. 1098-1105.

Albuquerque, L. P. et al. "Toxic effects of *Microgramma vacciniifolia* rhizome lectin on *Artemia salina*, human cells, and the schistosomiasis vector *Biomphalaria glabrata*". *Acta Tropica*, 2014b, 138, p. 23-27.

Andrade, J. M. M. et al. "In vitro Antioxidant and Enzymatic Approaches to Evaluate Neuroprotector Potential of *Blechnum* Extracts without Cytotoxicity to Human Stem Cells". *Pharmacognosy Magazine*, 2016a, 12 (47), p. 171-177.

Andrade, J. M. M. et al. "Combining *in vitro* and *e* approaches to evaluate the multifunctional profile of rosmarinic acid from *Blechnum brasiliense* on targets related to neurodegeneration". *Chemico-Biological Interactions*, 2016b, 254, p.135-145.

Andrade, J. M. M. et al. "Identification of compounds from non-polar fractions of *Blechnum* spp and a multitarget approach involving enzymatic modulation and oxidative stress". *Journal of Pharmacy and Pharmacology*, 2017, 69 (1), p. 89-98.

Andrade, J. M. M. et al. "Chemical analysis, antioxidant, antichemotactic and monoamine oxidase inhibition effects of some pteridophytes from Brazil". *Pharmacognosy Magazine*, 2014, 10 (suppl 1), p. S100-S109.

Andrade, S. O. et al. "Efeitos tóxicos da samambaia (*Pteridium aquilinum*) na alimentação de cobaias". *Arquivos do Instituto Biológico*, 1977, 44 (4), p. 195-208.

Alves, C. F. S. et al. "Antimicrobial, antitrypanosomal and antibiofilm activity of *Equisetum hyemale*". *Microbial Pathogenesis*, 2016, 101, p. 119-125.

Balandrin, M. F. et al. "Natural plant chemicals: sources of industrial and medicinal materials". *Science*, 1985, 228 (4704), p. 1154-1160.

Baracho, N. C. et al. "Study of acute hepatotoxicity of *Equisetum arvense* L. in rats". *Acta Cirurgica Brasileira*, 2009, 24 (6), p. 449-453.

Barros, C. S. L. et al. "Intoxicação aguda por samambaia (*Pteridium aquilinum*) em bovinos no Rio Grande do Sul". *Hora Veterinária*, 1987, 7, p. 33-39.

Barros, I. C. L. e Andrade, L. H. C. *Pteridófitas medicinais (samambaias, avencas e plantas afins)*. Recife: Editora Universitária da Universidade Federal de Pernambuco, 1997.

Barros, I. C. L. et al. "Detecção de atividade antibiótica em *Polypodium brasiliense* Poiret". *Biologica Brasilica*, 1989, 1 (2), p. 173-178.

Basile, J. R. et al. "Intoxicação aguda de bovinos pela samambaia (*Pteridium aquilinum*) no estado do Paraná". *Revista de Ciências Agrárias*, 1981, 3, p. 167-170.

Bohm, B. A. "Phenolic compounds in ferns—III: an examination of some ferns for caffeic acid derivatives". *Phytochemistry*, 1968, 7 (10), p. 1825-1830.

Bora, K. et al. "Determination of the level of polyphenols and their antioxidant potential in different fraction of leaf extracts from *Dicksonia sellowiana* (Presl.) Hook, Dicksoniaceae". *Visão Acadêmica*, 2005, 6 (2), p. 38-47.

Brasileiro-Filho, G. et al. "Bracken fern-induced bladder tumors in guinea pigs. A model for human neoplasia". American Journal of Pathology, 1996, 149 (4), p. 1417-1418.

Bresciani, L. F. V. et al. "Pharmacological and phytochemical evaluation of *Adiantum cuneatum* growing in Brazil". *Journal of Biosciences*, 2003, 58 (3/4), p. 191-194.

Brighente, M. C. et al. "Antioxidant activity and total phenolic content of some Brazilian species". *Pharmaceutical Biology*, 2007, 45 (2), p. 156-161.

Campos, J. M. S. et al. "Mutagenic effects due to allelopathic action of fern (Gleicheniaceae) extracts". *Allelopathy Journal*, 2008, 22 (2), p. 143-152.

Campos-Da-Paz, M. et al. "Interaction of bracken-fern extract with vitamin C in human submandibular gland and oral epithelium cell lines". *Mutation Research*, 2008, 652, p. 158-163.

Cao H. et al. "Phytochemicals from fern species: potential for medicine applications". *Phytochemistry Reviews*, 2017, 16, p. 379–440.

Carneiro, D. M. "Randomized, Double-Blind Clinical Trial to Assess the Acute Diuretic Effect of *Equisetum arvense* (Field Horsetail) in Healthy Volunteers". *Evidence-based Complementary and Alternative Medicine*, 2014, p. 760683.

Castilho, C. V. V. et al. "*Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia in vitro* culture: sporophyte development and volatile compound profile of an aromatic fern". *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2018, 133, p. 311–323.

Cooper-Driver, G. A. e Haufler, C. "The changing role of chemistry in fern classification". *Fern Gazette*, 1983, 12: 283-294.

Corrêa, M. P. *Dicionário das Plantas Úteis do Brasil e das Exóticas Cultivadas, volumes I-VI*. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, 1984.

Crozier, A. et al. *Plant secondary metabolites occurrence, structure and role in the human diet*. Oxford: Blackwell Publishing, 2006.

Cruz, G. D. e Bracarense, A. P. F. R. L. "Toxicidade da samambaia (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) para a saúde animal e humana". *Semina: Ciências Agrárias*, 2004, 25, p. 249-258.

Cruz, G. D. et al. "Alterações anatomo-histopatológicas em ratos submetidos à dieta com extrato de broto de samambaia (*Pteridium aquilinum* var. *arachnoideum*) de diferentes regiões do estado do Paraná – Brasil". *Arquivos de Ciências Veterinárias e Zoologia da Unipar*, 2003, 6 (2), p. 216.

Cruz, G. D. et al. "Alterações anátomo-histopatológicas em ratos submetidos à dieta com extrato de broto de samambaia (*Pteridium aquilinum* var. *arachnoideum*) de dois municípios do estado do Paraná". *Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 2005, 57, p. 409-411.

Danielski, L. et al. "Horsetail (*Equisetum giganteum* L.) oleoresin and supercritical CO2: Experimental solubility and empirical data correlation". *Journal of Food Engineering*, 2007, 78, p. 1054-1059.

De Sá, P. G. S. et al. "Antinociceptive effect of ethanolic extract of *Selaginella convoluta* in mice". *Complementary and Alternative Medicine*, 2012, 12, p. 187.

Dewick, P. M. *Medicinal natural products: a biosynthetic approach.* Chichester: John Wiley & Sons, 2002.

Do Monte, F. H. M. et al. "Antinociceptive and anti-inflammatory properties of the hydroalcoholic extract of stems from *Equisetum arvense* L. in mice". *Pharmacological Research*, 2004, 49, p. 239-243.

Döbereiner, J. et al. "Metabolites in urine of cattle with experimental bladder lesions and fed bracken fern". *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 1966, 1, p. 189-199.

Esteves, L. M. e Felippe, G. M. "Cumarina em folíolos de *Polypodium latipes* Langsd. and Fisch. dos cerrados do Estado de São Paulo". *Hoehnea*, 1990, 17 (2), p. 13-17.

Falbo, M. K. "Alterações hematológicas, bioquímicas, urinárias e histopatológicas na intoxicação natural em bovinos pela samambaia *Pteridium aquilinum* (L.) Kühn". *Semina: Ciências Agrárias*, 2005, 26: 547-558.

Fernandes, W. R. et al. "Intoxicação experimental de equinos por *Pteridium aquinilum*". *Arquivos da Escola de Medicina Veterinária da UFBA*, 1990, 13 (1), p. 112-124.

Ferreira, A. G. "Interferência: Competição e alelopatia". In Ferreira, A.G. e Borghetti, F. (Orgs.). *Germinação: do básico ao aplicado.* Porto Alegre: Editora Artmed, 2004, p. 251-262.

Ferreira, L. R. D. et al. "Estudo do perfil fitoquímico e avaliação dos efeitos citotóxicos do rizoma da *Microgramma vacciniifolia*". *Brazilian Journal of Health Review*, 2020, 3 (1), p. 1185-1202.

França, T. N. et al. "Enfermidades determinadas pelo princípio radiomimético de *Pteridium aquilinum* (Polypodiaceae)". *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 2002, 22, p. 85-96.

Freitas, R. N. et al. "Differences between DNA adducts in BDF1 mice treated with bracken fern extract or spores and the principal DNA adduct formed in vitro by ptaquiloside". In *Bracken fern: toxicity, biology and control (Vol 4 1st edn)*. Leeds: Millet Colours Printers, 2000a, p. 96-98.

Freitas, R. N. et al. "32P-postlabeling analysis of DNA adducts in tissues obtained from rats treated with bracken fern (*Pteridium aquilinum* subsp. *caudatum*) from Brazil". In *Bracken fern: toxicity, biology and control (Vol 4 1st edn)*. Leeds: Millet Colour Printers, 2000b, p. 132-135.

Freitas, R. N. et al. "Bracken Fern-induced malignant tumors in rats: absence of mutations in p53, H-ras and K-ras and no microsatelite instability". *Mutation Research*, 2002, 499, p. 189-196.

Furlan, F. H. "Acute poisoning by *Pteridium arachnoideum* and *Pteridium caudatum* in cattle and distribution of the plants in Mato Grosso". *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 2014, 34 (4), p. 343-348.

Gava, A. et al. "Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) poisoning in cattle in southern Brazil". *Veterinary and human toxicology*, 2002, 44 (6), p. 362-365.

Gerenutti, M. et al. 1992. "Effects Of Bracken Fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) Feeding During The Development Of Female Rats And Their Offspring". *Veterinary and Human Toxicology*, 1992, 34 (4), p. 307-310.

Gerenutti, M. et al. "Sobre os efeitos nocivos do *Pteridium aquilinum* (Samambaia) em diferentes espécies animais". *Biotemas*, 1993, 5 (2), p. 41-50.

Gerenutti, M. et al. "Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) diet effects on the physical development of rats and on the Walker carcinoma growth". *Revista do Instituto de Ciências da Saúde*, 1994, 12 (1), p. 13-15.

Gomes, N. M. et al. "Análise preliminar fitoquímica do extrato bruto das folhas de *Nephrolepis pectinata*". *Estação Científica (UNIFAP)*, 2017, 7 (1), p. 77-85.

Gottlieb, O. R.; Kaplan, M. A. C. e Borin, M. R. M. B. *Biodiversidade: um enfoque químico-biológico.* Rio de Janeiro: Editora UFRJ, 1996.

Gottlieb, O. R. et al. "Chemosystematic Overview of Pteridophytes and Gymnosperms" In Kubitzki, K. (Ed.). *The families and Genera of Vascular Plants*. Berlin: Springer-Verlag, 1990, p. 2-10.

Hegnauer, R. *Chemotaxonomie der Planzen*. *Vol. 1*. Basel: Birkhãuser, 1962.

Hojo-Souza, N. S. et al. "*Pteridium aquilinum*: o que sabemos e o que ainda falta saber". *Bioscience Journal*, 2010, 26 (5), p. 798-808.

Hort, M. A. et al. "Antioxidant and hepatoprotective effects of *Cyathea phalerata* Mart. (Cyatheaceae)". *Basic and Clinical Pharmacology and Toxicology*, 2008, 103 (1), p. 17-24.

Jatoba, L. J. et al. "Allelopathy of Bracken Fern (*Pteridium arachnoideum*): new evidence from green fronds, litter, and soil". *PloS One*, 2016, 11 (8), p. e0161670.

Koul, O. et al. "Essential oils as green pesticides: potential and constraints". *Biopesticides International*, 2008, 4 (1), p. 63-84.

Latorre A.O. et al. "Immunomodulatory effects of *Pteridum aquilinum* on natural killer cell activity and select aspects of the cellular immune response of mice". *Journal of Immunotoxicology*, 2009, 6, p. 104-114.

Lima, C. "Pterideas medicinais indígenas". *Tribuna Farmacêutica*, 1940, 8 (11), p. 241-247.

Lima, G. P. et al. "Ferns and Lycophytes with Insecticidal Activity: An Overview". In H. N. Murthy, H.N. (Ed.). *Bioactive Compounds in Bryophytes and Pteridophytes, Reference Series in Phytochemistry*. Switzerland: Springer Nature, 2022, p. 1-32.

Lima, S. et al. "Antibacterial Chemical Constituent and Antiseptic Herbal Soap from *Salvinia auriculata* Aubl". *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2013, ID 480509.

Lin, L.-J. et al. "Isolation and identification of flavonoids components from *Pteris vittata* L.". *SpringerPlus*, 2016, 5, p. 1649.

Lindsey, C. J. "Clastogenic effect of bracken fern (*Pteridium aquilinum* v. *arachnoideum*) diet in peripheral lymphocytes of human consumers: preliminary data". *Veterinary and Comparative Oncology*, 2003, 1 (1), p. 22-35.

Lorenzi, H. e Matos, F. J. A. *Plantas Medicinais no Brasil: nativas e exóticas.* Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002.

Marçal, W. S. "Aspectos clínico-epidemiológicos da toxidez da samambaia em bovinos". *Ciência Veterinária nos trópicos*, 2002, 5, p. 61-69.

Marçal, W. S. e Campos-Neto, O. "Condições nutricionais favoráveis à toxidez da samambaia nos bovinos". *Revista Pecuária de Corte*, 1996, 61, p. 94-96.

Marçal, W. S. et al. "Ocorrência de intoxicação aguda em bovinos pela samambaia (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) no Norte do Paraná-Brasil". *Semina: Ciências Agrárias*, 2001, 22, p. 139-144.

Marçal, W. S. et al. "Intoxicação aguda pela samambaia (*Pteridium aquilinum*, L. Kuhn), em bovinos da raça Aberdeen Angus". *Archives of Veterinary Science*, 2002, 7, p. 77-81.

Marliére, C. A. L. et al. "Gastric and oesophageal cancer related to bracken (*Pteridium aquilinum*) ingestion: A case control study from Ouro Preto, Minas Gerais, Brazil". In Smith, R.T. and Taylor, J.A. (Orgs.). *Bracken: an environmental issue (2nd Edn)*. Leeds: The International Bracken Fearn Group, 1994, p. 99-101.

Marliére, C. A. L. et al. "Ingestão de broto de samambaia e risco de câncer de esôfago e estômago na região de Ouro Preto, MG". *Revista Brasileira de Cancerologia*, 1998, 44 (3), p. 225-229.

Marliére, C. A. et al. "Bracken Fern (*Pteridium aquilinum*) ingestion and oesophageal and stomach cancer". In World Health Organization (Org.). *Nutrition and Lifestyle: opportunities for cancer prevention (Vol 156)*. França: IARC Scientific Publications, 2002, p. 379-380.

Meinerz, C. C. "Atividade elicitora de fitoalexinas em sorgo e soja por derivados de avenca (*Adiantum capillus-veneris* L.)". *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, 2008, 10 (2), p. 26-31.

Melos, J. L. R. et al. "Constituintes químicos e avaliação do potencial alelopático de *Adiantum tetraphyllum* Humb. and Bonpl. ex. Willd (Pteridaceae)". *Química Nova*, 2007, 30 (2), p. 292-297.

Michielin, M. Z. et al. "Composition profile of horsetail (*Equisetum giganteum* L.) oleoresin: comparing SFE and organic solvents extraction". *Journal of Supercritical Fluids*, 2005, 33 (2), p. 131-138.

Miraglia, M. C. M. et al. "Flavonoids from the ferns *Blechnum regnellianum* and *Pityrogramma ebenea*". *Phytochemistry,* 1985, 24, p.1120.

Moraes, M. G. "Efeito alelopático de extratos aquosos de *Anemia tomentosa* e *A. villosa* (PTERIDOPHYTA) na germinação e crescimento de alface". *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2003, 15 (Suppl.), p. 288.

Morais-Braga, M. F. et al. "Phenolic compounds and interaction between aminoglycosides and natural products of *Lygodium venustum* Sw. against multiresistant bacteria". Chemotherapy, 2012, 58 (5), p. 337-340.

Morais-Braga, M. F. et al. "Phenol composition, cytotoxic and anti-kinetoplastidae activities of *Lygodium venustum* SW. (Lygodiaceae)". *Experimental Parasitology*, 2013, 134 (2), p. 178-182.

Morais-Braga, M. F. et al. "Additive effect of *Lygodium venustum* Sw. in association with gentamicin". *Natural Product Research*, 2016, 30 (16), p. 1851-1853.

Moura, J. W. et al. "Chromosomal aberrations in cattle raised in bracken fern pastures". *Experientia*, 1988, 44, p. 785-788.

Müller, C. et al. "Potencial fitotóxico de algumas espécies gleicheniaceae sobre *Allium cepa* L.". *Revista Brasileira de Biociências*, 2007, 5, p. 45-47.

Nonato, F. R. et al. "Antiinflammatory and antinociceptive activities of *Blechnum occidentale* L. extract". *Journal of Ethnopharmacology*, 2009, 125, p. 102-107.

Nonato, F. R. et al. "Antinociceptive and antiinflammatory activities of *Adiantum latifolium* Lam.: evidence for a role of IL-1β inhibition". *Journal of Ethnopharmacology*, 2011, 136 (3), p. 518-524.

Oliskovicz, K. et al. "Morfologia da reparação tecidual de feridas cutâneas de ratos Wistar tratados durante sete e catorze dias com extrato de *Equisetum pyramidale* cultivado". *Ensaios e Ciência*, 2006, 10 (1), p. 153-165.

Oliveira, J. R. et al. "Cytotoxicity of Brazilian plant extracts against oral microorganisms of interest to dentistry". *BMC Complementary Medicine and Therapies,* 2013, 13, p. 208.

Oliveira, M. L. et al. "Absence of promoting potential of bracken fern (*Pteridium aquilinum*) in rat urinary bladder carcinogenesis induced by N-butyl-N-(4-hydroxybutyl)-nitrosamine and uracil". *Teratogenesis, Carcinogenesis, and Mutagenesis*, 1995, 15, p. 155-214.

Oliveira, V. M. *Plantas tóxicas em pastagens: samambaia-do-campo (Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum (Kaulf.) Thomson, Família Dennstaedtiaceae). Comunicado 84*. Juiz de Fora: Embrapa, 2018.

Oliveros-Bastidas, A. J. e Alonso-Amelot, M. E. "Cyanogenic polimorphysm in brackens, *Pteridium arachnoideum* and *P. caudatum*, from the northern Andes". *Química Nova*, 2010, 33 (7), p. 1520-1524.

Patitucci, M. L. et al. "Analysis of crude extracts and fractions of Brazilian Polypodiaceae by high-resolution gas chromatography-mass spectrometry. I. Triterpenes". *Phytochemical Analysis*, 1995, 6 (1), p. 38-44.

Patriota, L. L. S. "*Microgramma vacciniifolia* (Polypodiaceae) fronds contain a multifunctional lectin with immunomodulatory properties on human cells". *International Journal of Biological Macromolecules*, 2017, 103, p. 36-46.

Pereira, L. O. "DNA damage and Apoptosis induced by *Pteridium aquilinum* aqueous extract in the oral cell lines HSG and OSCC-3". *Journal of Oral Pathology and Medicine*, 2008, 38 (5), p. 441-447.

Peres, M. T. L. P. et al. "Potencial de atividade alelopática de *Gleichenia pectinata* Willd (PR.)". *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 1998, 33 (2), p. 131-137.

Peres, M. T. L. P. et al. "Potencial alelopático de espécies de Pteridaceae (Pteridophyta)". *Acta Botanica Brasilica,* 2004, 18 (4), p. 723-730.

Peres, M. T. L. P. et al. "Estudos químicos e biológicos de *Microgramma vacciniifolia* (Langsd. & Fich.) Copel. (Polypodiaceae)". *Química Nova*, 2009, 32 (4): 897-901.

Pinto, S. C. et al. "Isolamento do Silfiperfol-6-eno do óleo essencial de *Anemia tomentosa* por cromatografia em camada preparativa de gel de sílica impregnada com $AgNO_3$". *Jornal Brasileiro de Fitomedicina*, 2007, 5 (1-2), p. 65.

Pinto, S. C. et al. "Chemical composition and antimycobacterial activity of the essential oil from *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia*". *Natural Product Communications*, 2009a, 4 (12), p. 1675-1678.

Pinto, S. C. et al. "(-)-*epi*-Presilphiperfolan-1-ol, a new triquinane sesquiterpene from the essential oil of *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia* (Pteridophyta)". *Tetrahedron Letters*, 2009b, 50, p. 4785–4787.

Pinto, S. C. et al. "Chemical composition of the volatile fractions from wild and *in vitro* plants of *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia* (Pteridophyta)". *Journal of Essential Oil Research*, 2013, 25 (3), p. 198–202.

Pizzolatti, M. G. et al. "Cyathenosin A, a spiropyranosyl derivative of protocatechuic acid from *Cyathea phalerata*". *Phytochemistry*, 2007, 68, p. 1327-1330.

PPG I "A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. The Pteridophyte Phylogeny Group". *Journal of Systematics*, 2016, 54 (6), p. 563–603.

Queiroz, G. M. et al. "Phytochemical Characterization, Antimicrobial Activity, and Antioxidant Potential of *Equisetum hyemale* L. (Equisetaceae) Extracts". *Journal of Medicinal Food*, 2015, 18 (7), p. 830-834.

Rattmann, Y. D. et al. "Activation of muscarinic receptors by a hydroalcoholic extract of *Dicksonia sellowiana* Presl. Hook (Dicksoniaceae) induces vascular relaxation and hypotension in rats". *Vascular Pharmacology*, 2009, 50 (1-2), p. 27-33.

Rattmann, Y. D. et al. "Standardized extract of *Dicksonia sellowiana* Presl. Hook (Dicksoniaceae) decreases oxidative damage in cultured endothelial cells and in rats". *Journal of Ethnopharmacology*, 2011, 133 (3), p. 999-1007.

Rattmann, Y. D. et al. "Natural product extract of *Dicksonia sellowiana* induces endothelium-dependent relaxations by a redox-sensitive Src- and Akt-dependent activation of eNOS in porcine coronary arteries". *Journal of Vascular Research*, 2012, 49 (4), p. 284-98.

Recouso, R. C. et al. "Clastogenic effect of bracken fern (*Pteridium aquilinum* v. *arachnoideum*) diet in peripheral lymphocytes of human consumers: preliminary data". *Veterinary and Comparative Oncology*, 2003, 1 (1), p. 22-35.

Ribeiro, D. S. F. e Soto-Blanco, B. "Intoxicação por plantas do gênero *Pteridium* (Dennstaedtiaceae) em animais de produção". *Revista Brasileira de Higiene e Sanidade Animal*, 2020, 14 (1), p. 90 – 107.

Ribeiro, L. R. et al. "Study on clastogenic properties of *Pteridium aquilinum*". *Environmental and Molecular Mutagenesis*, 1992, 19, p. 52.

Ribeiro, L. R. et al. "*Pteridium aquilinum*: um estudo toxicogenético". *Revista Brasileira de Toxicologia*, 1995, 8 (2), p. 1-4.

Rissi, D. R. et al. "Intoxicações por plantas e micototoxinas associadas a plantas em bovinos no Rio Grande do Sul: 461 casos". *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 2007, 27, p. 261-268.

Robinson, R. C. et al. "Problem ferns: their impact and management". In Mehltreter, K. et al. (Eds.). *Fern Ecology*. Cambridge University Press, 2010, p. 255-322.

Rocha, M. F. et al. "Cyanogenesis prospection in galled and non-galled tissues of *Microgramma squamulosa* (Polypodiaceae)". *Lilloa*, 2020, 57 (2), 156-163.

Rossi, C. C. et al. "Aquatic plants as potential sources of antimicrobial compounds active against bovine mastitis pathogens". *African Journal of Biotechnology*, 2011, 10 (41), p. 8023-8030.

Salatino, M. L. F. e Prado, J. "Flavonoid glycosides of Pteridaceae from Brazil". *Biochemical Systematic and Ecology*, 1998, 26, p. 761-769.

"Samambaias e Licófitas". In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB128483>. Acesso em: 10 mar. 2023.

Santos Jr., J. G. et al. "Sedative and anticonvulsant effects of hydroalcoholic extract of *Equisetum arvense*". *Fitoterapia*, 2005a, 76 (6), p. 508-513.

Santos Jr., J. G. et al. "Cognitive enhancement in aged rats after chronic administration of *Equisetum arvense* L. with demonstrated antioxidant properties in vitro". *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 2005b, 81, p. 593-600.

Santos, M. F. M. A. et al. "Bracken-fern extracts can be clastogenic or aneugenic depending on the tissue cell assay". *Food and Chemical Toxicology*, 2006a, 44 (11), p. 1845-1848.

Santos, M. G. e Sylvestre, L. S. "Pteridófitas comercializadas por erveiros de Niterói e do Rio de Janeiro, RJ, Brasil: uma abordagem etnobotânica". *Leandra*, 2000, 15, p. 79-90.

Santos, M. G. et al. "Isoafricanol um sesquiterpeno incomum encontrado em *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia* (Pteridófita)". *Documentos Instituto Agronômico de Campinas*, 2003, 74, p. 58.

Santos, M. G. et al. "Cianogênese em esporófitos de pteridófitas avaliada pelo teste do ácido pícrico". *Acta Botanica Brasilica*, 2005, 19 (4), p. 783-788.

Santos, M. G. et al. "Isoafricanol um sesquiterpeno incomum encontrado na pteridófita *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia*". *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, 2006, 8 (4), p. 71-75.

Santos, M. G. et al. "Phytochemical Studies in Pteridophytes Growing in Brazil: a review". *The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology*, 2010, 4, p. 113-125.

Santos, M. G. et al. "Chemical Composition of Essential Oils from Two Fern Species of *Anemia*". *American Fern Journal*, 2013, 103, p. 215-224.

Santos, M. G. et al. "Phenolic substances and cyanogenesis in galled and non-galled tissue of the fern species *Microgramma vacciniifolia*". *Brazilian Journal of Biology*, 2022, 82.

Santos, R. C. et al. "Studies on the possible carcinogenecity of bracken fern (*Pteridium aquilinum*) from Ouro Preto, MG, Brazil". *Ciência e Tecnologia de Alimentos*, 1986, 6, 93-98.

Santos, R. C.; Brasileiro-Filho, G. e Hojo, E. S. "Induction of tumors in rats by bracken fern (*Pteridium aquilinum*) from Ouro Preto (Minas Gerais, Brazil)". *Brazilian Journal of Medical Biological Research*, 1987, 20, p. 73-77.

Santos, R. C. et al. "Oncogenicity of bracken fern (*Pteridium aquilinum*) from Ouro Preto, Brazil, for rats fed low animal protein diets". *Australian Institute of Agricultural Science*, 1990, 40, p. 253-257.

Santos, R. C.; Brasileiro-Filho, G. e Silva, M. E. "Tumorigenicity of boiling water extract of bracken fern (*Pteridium aquilinum*)". *Ciência e Tecnologia de Alimentos*, 1992, 12 (1), p. 72-76.

Schwartsburd, P. B. e Pena, N. T. L. Dennstaedtiaceae in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB606600. Acesso em: 26 jan. 2023.

Silva, M. E. et al. "The effect of pretreatment with vitamin E on bracken tumorigenicity in rats". In *Bracken Fern: Toxicity, Biology and Control (Vol 4, 1st Edn)*, Leeds: Millet Colour Printers, 2000, p. 128-131.

Silva, V. S. et al. "Potencial fitotóxico de *Dicranopteris flexuosa* (Schrad.) Underw. (Gleicheniaceae)". *Acta Botanica Brasilica*, 2011, 25 (1), p. 95-104.

Siqueira, J. S. et al. "Prospecção fitoquímica e avaliação dos potenciais citotóxico e antioxidante do extrato das folhas de *Microgramma vaccinnifolia*". *Brazilian Journal of Development*, 2020, 6 (4), p. 20318-20331.

Smith, A. R. et al. "A classsification for extant ferns". *Taxon*, 2006, 55 (3), p. 705-731.

Soares, G. L. G. e Vieira, T. R. "Inibição da germinação e do crescimento radicular de alface (cv. "grand rapids") por extratos aquosos de cinco espécies de Gleicheniaceae". *Floresta e Ambiente*, 2000, 7 (1), p. 180-197.

Soeder, R. W. "Fern constituents: including occurrence, chemotaxonomy and physiological activity". *The Botanical Review*, 1985, 51 (4), p. 442-536.

Souto, M. A. M. et al. "Neoplasias do trato alimentar superior de bovinos associadas ao consumo espontâneo de samambaia (*Pteridium aquilinum*)". *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 2006, 26, p. 112-122.

Souza, T. M. "Cytotoxic and Tripanocide Activities of *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link.". *American Fern Journal*, 2012, 102 (3), p. 198-207.

Souza, J. B. et al. *Dicksonia sellowiana* Hook. and *Nepholepis cordifolia* (L.) C.Presl extracts as potential green pesticides: insecticidal activity. *Research, Society and Development*, 2020, 9 (8), p. e120985182.

Souza, M. M. et al. "Filicene obtained from *Adiantum cuneatum* interacts with the cholinergic, dopaminergic, glutamatergic, GABAergic, and tachykinergic systems to exert antinociceptive effect in mice". *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 2009, 93 (1), p. 40-46.

Souza, M. V. e Graça, D. L. "Intoxicação crônica por *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Polypodiaceae) em bovinos". *Ciência Rural*, 1993, 23, p. 203-207.

Souza, T. M. et al. "Herbs in association with drugs: Enhancement of the aminoglycoside--antibiotic activity by *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link". *Journal of Young Pharmacists*, 2013a, 5 (4), p. 188-190.

Souza, T. M. "Evaluation of the anti-*Leishmania* activity of ethanol extract and fractions of the leaves from *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link." *Natural Product Research*, 2013b, 27 (11), p. 992-996.

Suffredini, I. B. et al. "Antiulcer action of *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) Sota". *Journal of Ethnopharmacology*, 1999, 65, p. 217-223.

Taiz, L. e Zeiger, E. *Fisiologia Vegetal.* Porto Alegre: Artmed, 2013.

Tokarnia, C. H. et al. "Ocorrência de intoxicação aguda pela "samambaia" (*Pteridium aquilinum*) em bovinos no Brasil". *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 1967, 2, p. 329-336.

Tokarnia, C. H. et al. "Poisonous plants affecting livestock in Brazil". *Toxicon*, 2002, 40, p. 1635-1660.

Tryon, R. M. "Some new names and combinations in Pteridaceae". *American Fern Journal*, 1986, 76, p. 184-186.

Vetter J. "Secondary Metabolites of Ferns". In Fernández, H. (ed.). *Current Advances in Fern Research*. Springer, 2018, p. 305-327.

Voltarelli, V. M. et al. "Allelopathic potential of *Gleichenella pectinata* (Willd.) Ching on weed plant species". *Acta Botanica Brasilica*, 2012, 26 (4), p. 779-784.

Winkel-Shirley, B. "Flavonoid Biosynthesis. A Colorful Model for Genetics, Biochemistry, Cell Biology, and Biotechnology". *Plant Physiology*, 2001, 126, p. 485–493.

Yamada, K. et al. "Ptaquiloside, the major toxin of bracken, and related terpene glycosides: chemistry, biology and ecology". *Natural Product Reports*, 2007, 24, p. 798-813.

Yu, F. e Utsumi, R. "Diversity, regulation, and genetic manipulation of plant mono- and sesquiterpenoid biosynthesis". *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2009, 66, p. 3043–3052.

Zhao, F.-Z. et al. "Palhinine A, a Novel Alkaloid from *Palhinhaea cernua*". *Organic Letters*, 2010, 12 (17), p. 3922-3925.

Zurlo, C. e Brandão, M. *As ervas comestíveis: descrição, ilustração e receitas.* Rio de Janeiro: Editora Globo, 1989.

Fonte: I.R. Lancellotti.

Capítulo 12
Interações ecológicas das samambaias e licófitas com animais

Marcelo Guerra Santos
Rafael de Paiva Farias

Uma imagem típica das diversas interações ecológicas entre plantas e animais advém de agentes polinizadores de flores e/ou dispersores de sementes. Raramente, imaginam-se interações entre animais e linhagens de plantas sem flores, frutos e sementes, como é o caso das licófitas e das samambaias, que possuem dispersão via esporos (veja capítulo 1 deste livro). No entanto, interações já ocorriam entre representantes desses grupos de plantas e insetos herbívoros desde o Carbonífero (Labandeira e Phillips, 1996; Robledo et al., 2015). Há também evidências de que, do Triássico ao Médio Cretáceo, a maior parte da dieta de alguns dinossauros era de samambaias, principalmente as leptosporangiadas (Brown et al., 2020; Gee, 2011; veja também os capítulos 2 e 4 deste livro). Isso porque as angiospermas só começaram a sua diversificação no Cretáceo Superior e no Cenozoico (Schneider et al., 2004).

As licófitas e as samambaias apresentam uma potencial gama de interações com animais, suportada tanto por estruturas vegetativas (i.e., lâmina foliar, pecíolo e caule) quanto reprodutivas (i.e., esporos) do esporófito, além de interações com a fase gametofítica (tema praticamente inexplorado). Não obstante, enquanto as interações entre as angiospermas e os animais são bem conhecidas por botânicos, zoólogos, ecólogos e público em geral, sendo essencial para interpretações de fluxo de energia e manutenção da biodiversidade, aquelas referentes às licófitas e às samambaias são limitadas ou dispersas na literatura.

Licófitas e samambaias têm sido historicamente classificadas juntas como "pteridófitas", mas são linhagens distintas, com as samambaias como grupo irmão das espermatófitas (PPG I, 2016; capítulo 4 deste livro). Representam elementos importantes da diversidade florestal, especialmente em ecossistemas tropicais

(capítulo 6 deste livro), e, portanto, não é surpreendente a ocorrência de numerosas interações dessa biomassa vegetal com animais, representados majoritariamente por insetos. Estimativas sobre interações de licófitas e samambaias com insetos estão sendo revisadas, ao passo que novas descobertas têm sido documentadas em diversas partes do mundo. Recentemente em uma compilação global, Fuentes-Jacques et al. (2022) reportaram cerca de 809 espécies de insetos fitófagos (principalmente Hemiptera, Lepidoptera e Coleoptera) a partir de 382 espécies de samambaias (principalmente Dennstaedtiaceae, Dryopteridaceae e Pteridaceae). Os mastigadores de folhas representaram mais de 50% das espécies, seguidos pelos insetos sugadores de seiva (29,1%) e consumidores de esporos (6,5%). Além de reportar novas interações, o foco das pesquisas envolvendo licófitas e samambaias com insetos tem sido mensurar os níveis de consumo foliar, avaliar efeitos da herbivoria sobre as plantas, investigar a função de nectários e formigas associadas como defesa biótica, buscar herbívoros para controle biológico e avaliar a importância desses grupos como micro-habitats para abrigo, reprodução e alimentação.

Nosso principal objetivo é documentar o estado atual de pesquisas envolvendo interações ecológicas das licófitas e samambaias com animais e enfatizar exemplos a partir da flora do Brasil. As pesquisas apresentadas envolvem quatro tipos de interações, seguindo os critérios de Del Claro (2012), a seguir: (I) Parasitismo – interação antagônica, em que o parasito se beneficia do hospedeiro e, normalmente, não leva à morte do hospedeiro; são exemplos dessa relação a herbivoria e o mimetismo; (II) Predação – interação antagônica em que o predador se beneficia e a presa morre; os herbívoros de sementes, pólen e esporos, ou seja, consumidores dos veículos de reprodução e perpetuação das plantas são enquadrados nessa categoria; (III) Comensal – interação em que um organismo se beneficia e o outro não é afetado; (IV) Mutualismo – ambos os organismos são beneficiados.

1. Relações antagônicas – Parasitismo

1.1. Herbivoria

A herbivoria é a interação mais abordada nas licófitas e nas samambaias, principalmente por insetos (Barcelos e Santos, 2014; Hendrix e Marquis, 1983; Mehltreter et al., 2006; Mehltreter e Valenzuela, 2012; Patra e Bera, 2007; Shuter e Westoby, 1992; Winkler et al., 2005). Os danos foliares causados por insetos

nas samambaias variam entre 5% a 15%, com valor máximo de 36% (Balick et al., 1978; Hendrix e Marquis, 1983; Mehltrete e Tolome, 2003; Mehltreter et al., 2006). Além do ser humano, bovinos, caprinos e equinos (veja os capítulos 8 e 11 deste livro), poucas espécies de vertebrados são conhecidas por consumir alguma parte das licófitas e samambaias regularmente, entre elas, algumas espécies de pássaros, morcegos e roedores (Arosa et al., 2009; 2010; Sugita et al., 2013).

As samambaias e licófitas possuem diversas estratégias de defesa química para evitar a herbivoria, tais como a produção de substâncias cianogênicas e fenólicas (Balick et al., 1978; Cooper-Driver, 1985; Santos et al., 2005) e outras substâncias químicas (veja o capítulo 11 deste livro). Entretanto, as espécies de samambaias exibem diversas características de defesas combinadas, sejam elas físicas e/ou químicas, maximizando seus sistemas de defesa (Farias et al., 2020a). Diferentes conjuntos de características de defesas anti-herbivoria têm sido reportados entre espécies de samambaias da Floresta Atlântica. Em alguns casos, há combinação de baixa qualidade nutricional com uma forte expressão de defesas químicas (alta concentração de fenóis) e muitos tricomas, como observado em *Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum* (Kaulf.) Thomson (Farias et al., 2020a).

Martins et al. (1995) realizaram um levantamento de herbívoros se alimentando de *Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum*, no Sudeste do Brasil. Esses autores relataram 18 morfoespécies de insetos, entre eles, mastigadores, sugadores, brocadores, galhadores e cortadores. Barcelos e Santos (2014) analisaram a perda foliar de *Asplenium auritum* Sw. (Aspleniaceae) por herbivoria e não encontraram diferença significativa entre a área foliar predada de frondes férteis e estéreis.

1.2. Samambaias e mariposas brocadoras

Algumas espécies de samambaias podem ter seus tecidos forrageados por larvas brocadoras de mariposas (Balick et al., 1978). No sul do Brasil, Landoni e Windisch (2013) registraram as mariposas *Erupa* cf. *bilineatella* (Walker, 1866) explorando os rizomas e a base dos pecíolos de *Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum*. Outro exemplo é ilustrado a partir de *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch. (figura 1A), espécie comumente encontrada em áreas pantanosas ou de manguezais, e que, em ecossistemas do México (Mehltreter et al., 2003) e do Brasil, podem apresentar pecíolos perfurados por microlepidópteros (figuras 1B,C) (Santos et al., 2022). Aparentemente, esse ataque não causa a morte foliar. Os danos, visualizados externamente como orifícios no pecíolo, favorecem a ocu-

pação de artrópodes pertencentes a diferentes grupos taxonômicos, entre eles, Araneae, Blattodea, Coleptera, Dermaptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera (principalmente, formigas), Isopoda, Lepidoptera, Neuroptera e Pseudoscorpiones (Santos, M.G., dados não publicados).

Figura 1: *Acrostichum danaeifolium*. A – Hábito; B – Buracos e galerias no pecíolo escavados pela larva do microlepidoptero; C – Pupa do microlepidoptero em galeria escavada no pecíolo

Fonte: Marcelo Guerra Santos.

1.3. Galhas

Galhas são estruturas vegetais neoformadas, resultado de hipertrofia e hiperplasia celulares, que podem ocorrer em diferentes órgãos das plantas (figura 2). Elas são promovidas por interações tipicamente espécie-específicas entre um organismo indutor e uma planta hospedeira (Isaias et al., 2014; Mani, 1964). Segundo Mani (1964), os indutores podem ser bactérias, fungos, nematoides, ácaros e insetos, enquanto Raman (2007) considera galhas, apenas aquelas induzidas por nematoides, ácaros e insetos. Os indutores estabelecem uma relação parasitária e manipulam o metabolismo da planta hospedeira, obtendo alimento e abrigo, havendo alterações qualitativas e quantitativas das substâncias do metabolismo primário e secundário (Isaias et al., 2014; Mani, 1964; Nyman e Julkunen-Tiitto, 2000; Raman, 2007). Os galhadores são considerados "engenheiros" de ecossistemas, devido à sua habilidade de alterar estruturalmente folhas, caules, raízes, flores ou frutos de plantas, formando novos habitats (Cornelissen et al., 2016).

A grande maioria dos galhadores é altamente específica em relação à planta hospedeira, e as galhas representam fenótipos estendidos do indutor (Pan, 2015), por isso, seu morfotipo depende do galhador. Devido a essa especificidade, a descoberta de novas galhas é frequentemente acompanhada pela descrição de novas espécies de organismos indutores.

As angiospermas apresentam uma elevada diversidade de galhas registrada em comparação com as gimnospermas, as briófitas, as licófitas e as samambaias (Mani, 1964; Mehltreter, 2010; Raman, 2018). Em recente trabalho de revisão, Santos et al. (2019) reportaram 88 espécies de samambaias e cinco de licófitas como hospedeiras de galhas até então ao redor do mundo. Segundo esses autores, as galhas já foram registradas em 20 famílias de samambaias e uma família de licófita (Selaginellaceae). A maioria das galhas ocorre em samambaias da ordem Polypodiales, especialmente nas famílias Polypodiaceae, Dryopteridaceae e Athyriaceae. Elas podem ser induzidas por ácaros (Eriophyidae) e insetos das seguintes ordens: Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Thysanoptera e Hemiptera, sendo Cecidomyiidae (Diptera) o grupo que induz o maior número de galhas (Farias et al., 2018a; Santos e Maia, 2018; Santos et al., 2019).

No Brasil, galhas já foram registradas em 22 samambaias hospedeiras (tabela 1). Elas ocorrem em plantas pequenas (poucos centímetros), como em representantes de

Hymenophyllaceae, até espécies arbóreas de Cyatheaceae, sendo Polypodiaceae a família com maior riqueza de plantas hospedeiras de galhas (tabela 1) (Farias et al., 2020b; Lehn et al., 2020; Santos e Maia, 2018; Santos et al., 2019). As folhas representam o órgão mais atacado por galhadores nas licófitas e nas samambaias, padrão similar ao reportado nas angiospermas (Isaias et al., 2014). Entretanto, galhas em *Microgramma* e *Hymenophyllum* ocorrem nos caules.

Segundo Santos et al. (2019), o número de galhas em licófitas e samambaias pode estar subestimado, especialmente nas regiões tropicais. Esses autores alertam que mais atenção deve ser dada às licófitas e às samambaias em futuros inventários e desenhos experimentais sobre a diversidade, a ecologia e a morfologia de galhas. No Brasil, as poucas amostragens foram concentradas na região sudeste-sul do Brasil, principalmente no domínio da Floresta Atlântica. Maiores esforços devem ser realizados para englobar os domínios da Amazônia, da Caatinga e do Cerrado, explorados de maneira incipiente. Esses registros também devem ser seguidos por abordagens ecológicas, bioquímicas e identificação dos indutores, raramente conhecidos em nível específico (tabela 1). Para a identificação e a descrição de insetos indutores, por exemplo, é necessária a disponibilidade das fases de larva, pupa e adulto (macho e fêmea). A obtenção dos adultos depende do sucesso da criação em laboratório.

A ecologia química de galhas em samambaias é uma abordagem praticamente inexplorada. No Brasil, apenas os trabalhos com *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota e *M. vacciniifolia* (Langsd. & Fisch.) Copel., analisando a cianogênese e o perfil de substâncias fenólicas em tecidos galhados e não galhados, foram realizados (veja capítulo 11 deste livro) (Rocha et al., 2020; Santos et al., 2021).

Figura 2: Morfotipos de galhas de samambaias: A – Fusiforme (*Microgramma vacciniifolia*); B – Lenticular (*Campyloneurum nitidum*); C – Globoide (*Cyathea dichromatolepis*); D – Cônica (*Microgramma squamulosa*); E – Enrolamento foliar (*Cyathea corcovadensis*); F – "vassoura de bruxa" (*Dicranopteris flexuosa*)

Fonte: Marcelo Guerra Santos.

Tabela 1: Registros de galhas em samambaias no Brasil

Família	Samambaia hospedeira	Órgão	Forma	Galhador	Referência
Blechnaceae	*Salpichlaena volubilis* (Kaulf.) J.Sm.	Fronde	Enrolamento foliar	Eriophyidae	Houard (1933)
Cyatheaceae	*Cyathea corcovadensis* (Raddi) Domin	Fronde	Enrolamento foliar	Eriophyidae	Dados não publicados
	Cyathea dichromatolepis (Fee) Domin	Fronde	Globoide	Cecidomyiidae (Diptera)	Santos e Maia (2018)
	Cyathea phalerata Mart.	Fronde	Lenticular	Cecidomyiidae (Diptera)	Farias et al. (2018a)
	Cyathea sp.	Fronde	Não descrita	Não identificado	Maia et al. (2008)
Dennstaedtiaceae	*Pteridium* sp.	Fronde (raque)	Fusiforme	*Dolichophaonia gallicola* (Albuquerque, 1958) (Diptera, Muscidae)	Martins e Pimenta (1988)
Gleicheniaceae	*Dicranopteris flexuosa* (Schrad.) Underw.	Fronde	Vassoura de bruxa	Ácaro?	Santos e Maia (2018) Farias et al., (2020b)
	Dicranopteris nervosa (Kaulf.) Maxon	Fronde	Vassoura de bruxa	Ácaro?	Farias et al. (2020b)
	Dicranopteris rufinervis (Mart.) Ching	Fronde	Vassoura de bruxa	Ácaro?	Farias et al. (2020b)

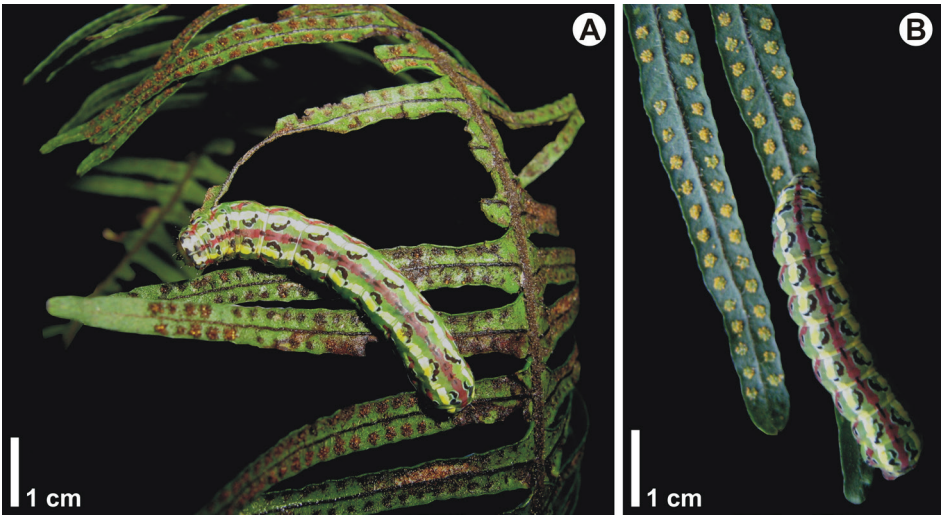
Família	Samambaia hospedeira	Órgão	Forma	Galhador	Referência
Hymenophyllaceae	*Hymenophyllum hirsutum* (L.) Sw.	Caule (rizoma)	Globoide	Diptera	Houard (1933)
		Fronde	Lenticular	?	Farias et al. (2020b)
	Hymenophyllum plumosum Kaulf.	Fronde	Não descrita	?	Farias et al. (2020b)
	Hymenophyllum pulchellum Schldl. & Cham	Fronde	Globoide	Diptera	Houard (1933)
		Caule (rizoma)	Globoide	Diptera	Farias et al. (2020b)
	Hymenophyllum rufum Fée	Fronde	Lenticular	?	Farias et al. (2020b)
		Caule (rizoma)	Lenticular	?	
Polypodiaceae	*Campyloneurum nitidum* (Kaulf.) C. Presl	Fronde	Lenticular	Não identificado	Santos e Maia (2018) Farias et al. (2020b)
	Microgramma mortoniana de la Sota	Caule (reptante)	Fusiforme	*Tortrimosaica polypodivora* Brown &. Baixeras, 2004 (Tortricidae, Lepidoptera)	Lehn et al. (2020)
	Caule (reptante)	Fusiforme	*Tortrimosaica polypodivora*		Kraus et al. (1993) Brown et al. (2004) Santos e Maia (2018)
	Fronde	Cônica	(Cecidomyiidae, Diptera)	Santos e Maia (2018)	

Família	Samambaia hospedeira	Órgão	Forma	Galhador	Referência
Polypodiaceae	*Microgramma vacciniifolia* (Langsd. & Fisch.) Copel.	Caule (reptante)	Globoide	*Primadiplosis microgrammae* Maia, 2011 (Cecidomyiidae, Diptera)	Maia e Santos (2011, 2015) Santos e Maia (2018)
			Fusiforme	*Tortrimosaica polypodivora*	Maia e Santos (2015)
		Fronde	Lenticular	Cecidomyiidae, Diptera	Santos e Maia (2018)
	Niphidium crassifolium (L.) Lellinger	Folha	Clavada	Coccidae (Hemiptera) Não identificado	Houard (1933) Maia e Mascarenhas (2017)
				Não identificado (Diptera)?	Santos e Maia (2018) Farias et al. (2020b)
	Pleopeltis hirsutissima (Raddi) de la Sota	Folha	Globoide	Cecidomyiidae, Diptera	Santos e Maia (2018) Farias et al. (2020b)
	Pleopeltis minima (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai	Folha	Globoide	Cecidomyiidae, Diptera	Santos e Maia (2018)
	Serpocaulon catharinae (Langsd. & Fich.) A.R. Sm.	Folha	Cônica	Não identificado	Santos e Maia (2018)
	Serpocaulon sp.	Folha	Lenticular	Thysanoptera	Houard (1933)

Mimetismo

O mimetismo é uma estratégia utilizada por diversos animais para escapar da predação. Entre eles, lagartas (figura 3) e pupas de lepidópteros (figura 4) e cochonilhas (figura 5) podem utilizar-se das frondes e dos caules de samambaias para se camuflarem (Maia e Santos, 2015; Nervo et al., 2011; Patra et al., 2008; Santos e Wolff, 2015; Wang e Yan, 2016). Na Floresta Atlântica existem espécies de mariposas (ainda não identificadas) que, no estágio de pupa, utilizam o caule de *Microgramma geminata* (Schrad.) R.M.Tryon & A.F.Tryon e *M. vacciniifolia* (Polypodiaceae) como camuflagem. A pupa fica coberta pelas escamas dessas espécies e parece uma extensão do caule (figura 4) (Maia e Santos, 2015). Outros insetos utilizam particularmente frondes férteis e o padrão de distribuição dos soros das samambaias para se camuflarem (figura 3) (Barker et al., 2005; Nervo et al., 2011; Patra et al., 2008).

Figura 3: Lagarta de *Argyrosticta* realizando mimetismo sobre as frondes de *Pecluma pectinatiformis* (Lindm.) M.G. Price

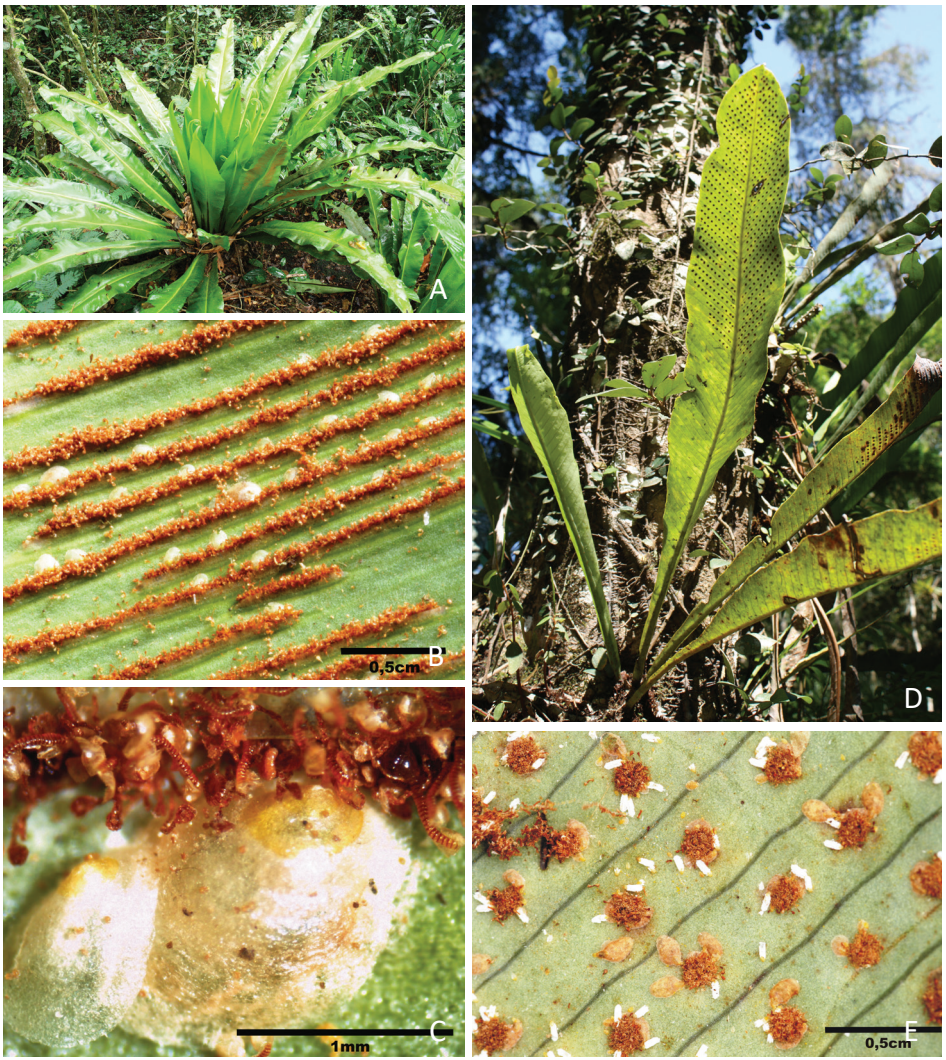


Fonte: Michelle Helena Nervo.

Figura 4: Mimetismo de pupa de mariposa (seta) no caule de *Microgramma geminata*

Foto: Marcelo Guerra Santos.

Figura 5: A – *Asplenium serratum* L. (Aspleniaceae); B – Cochonilhas fêmeas nos soros; C – Detalhe de fêmeas de *Hemiberlesia palmae* (Cockerell, 1893) (Hemiptera: Diaspididae) nos soros de *A. serratum*; D – *Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger (Polypodiaceae); E – Detalhe de *Pinnaspis strachani* (Cooley, 1899) (Hemiptera: Diaspididae) fêmeas (marrons) e machos (brancos) ao redor dos soros de *N. crassifolium*



Fonte: Marcelo Guerra Santos.

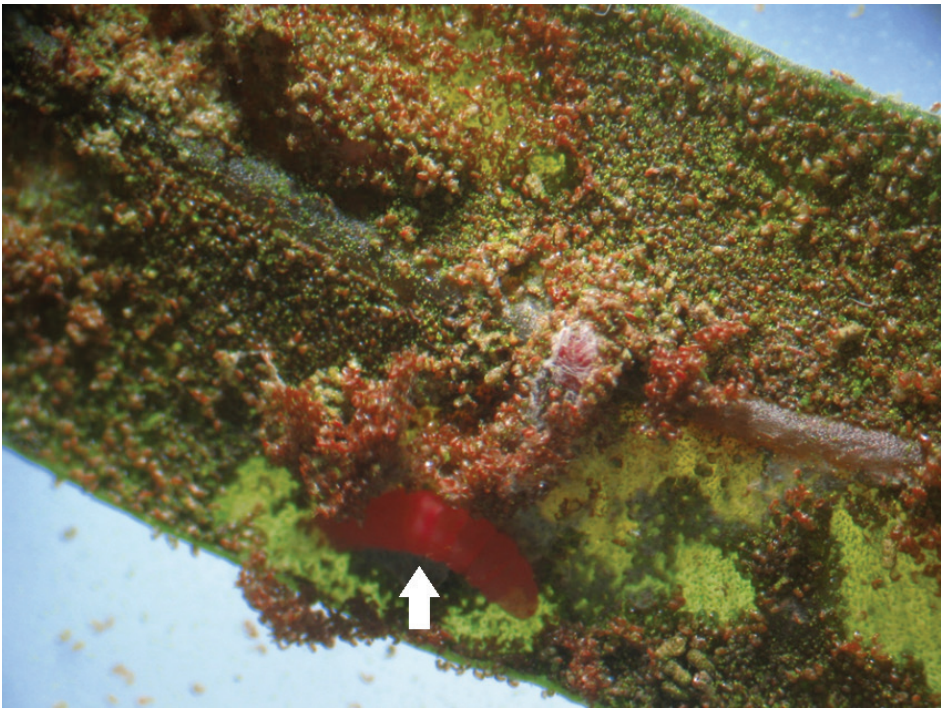
Algumas espécies de cochonilhas, insetos fitófagos que se alimentam da seiva vegetal através de um aparelho bucal modificado com estilete, já foram registradas em samambaias (Balick et al., 1978; Hendrix, 1980). Estudos indicam que principalmente as cochonilhas fêmeas – que são sésseis – têm preferência em ocupar áreas próximas aos soros (figura 5). Essa preferência pode ser consequência do provável maior investimento nutricional na proximidade dos soros. Consequentemente, fixando-se próximo aos soros das frondes férteis, as cochonilhas encontram alimento e camuflagem (Patra et al., 2008; Santos e Wolff, 2015).

2. Relações antagônicas – Predação

2. 1. Consumidores de esporos

Os esporos das samambaias homosporadas são homólogos e aproximadamente do mesmo tamanho que os grãos de pólen (micrósporos) das plantas com sementes. Os esporos das samambaias são produzidos em milhões por planta e têm alto conteúdo nutricional, estimado entre 30-70% de lipídios (Gemmrich, 1977). Essas abundantes e nutritivas estruturas representaram um recurso importante na dieta de animais durante o período Carbonífero (Scott, 1977; Taylor e Scott, 1983). O consumo de esporos tem sido reportado principalmente a partir dos insetos. Os insetos consomem tanto esporos clorofilados (i.e., verdes) quanto aclorofilados. Um dos exemplos dessa interação advém de *Lomariopsis japurensis* (Mart.). J.Sm, uma samambaia hemiepífita e dimórfica, com fenologia reprodutiva sazonal, que tem seus esporos consumidos pelas larvas de um microlepidoptero na Floresta Atlântica do Nordeste Brasileiro (figura 6).

Figura 6: Larva de microlepidoptero (seta) consumindo esporos na samambaia *Lomariopsis japurensis*



Fonte: Rafael de Paiva Farias.

Outros registros de consumidores de esporos têm sido realizados em diferentes partes do mundo, a seguir: larvas de *Rocalia japonica* Naito, 1988 (Hymenoptera) consomem esporos de *Polystichum polyblepharum* C. Presl no Japão (Naito, 1988), *Calicotes crucifera* Meyrick, 1889 (Lepidoptera) em *Platycerium* sp. na Austrália (Common, 1990), *Pachyrhabda inanis* Meyrick, 1936 (Lepidoptera) em *Nephrolepis bisserrata* (Sw.) Schott em Brunei (Robinson et al., 1994), *Pachyrhabda* sp. em *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn em Camarões (Srivastava et al., 1997) e larvas de lepidópteros *Oruza divisa* Walker, 1862 consumindo esporos de *P. aquilinum* em Papua Nova Guiné (Kirk, 1982). Adicionalmente, Sawamura et al. (2009) reportaram 27 espécies de samambaias exibindo interações com consumidores de esporos. Esses autores relataram que, na maioria das vezes, essa interação não é altamente específica, existindo casos de larvas que se alimentam de esporos de até 20 espécies de samambaias. Entretanto, há registros na literatura de interações

específicas entre consumidores de esporos e samambaias, como a linhagem Cryptophagidae Herbst. (Coleoptera), descrita especialmente para agrupar insetos com tal hábito (Leschenn e Lawrence, 1991). O hábito de consumir esporos está presente entre as diferentes ordens de insetos, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera e Coleoptera.

O consumo de esporos de samambaias e licófitas foi registrado em outros grupos de animais, como aves e mamíferos. Como exemplo, esporos de *Cyathea* sp., *Dicksonia squarrosa* (G.Forst.) Sw. e *Lycopodium* sp. foram consumidos por morcegos (*Mystaina tuberculata* Gray, 1843) na Nova Zelândia (Daniel, 1976). Adicionalmente, esporos de *Osmunda regalis* L., *Pteris incompleta* Cav., *Culcita macrocarpa* C. Presl e *Woodwardia radicans* (L.) Sm. são consumidos por pássaros em Portugal (Arosa et al., 2009). Já esporos em *C. macrocarpa* podem ser consumidos por um pequeno roedor, *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 na Galícia, noroeste da Espanha (Arosa et al., 2010). Em outros casos, os esporos são consumidos durante a ação de cortadores ou mastigadores de frondes férteis, consumidas na mesma intensidade que as frondes estéreis (Mehltreter e Tolome, 2003). Após atravessar o sistema digestivo dos herbívoros, uma alta porcentagem dos esporos (65-85%) permanece viável e germina. Em consequência, esses herbívoros (insetos e gastrópodes) potencialmente atuam como dispersores de curta distância (Boch et al., 2013; Boch et al., 2016). Entretanto, estudos de dispersores de esporos de licófitas e samambaias ainda são incipientes. Alguns estudos têm demonstrado que, além dos insetos e gastrópodes, aves (Arosa et al., 2009; Molone e Proctor, 1965) e mamíferos, tais como morcegos (Brock e Colliere, 2020; Sugita et al., 2013) e roedores (Arosa et al., 2010; Barbé et al., 2016) são vetores potenciais da dispersão das samambaias. Questões futuras sobre esse tema devem ser direcionadas a compreender se há relação desses vetores com os padrões de distribuição das espécies de samambaias.

3. Comensalismo

3.1. Samambaias aquáticas e insetos

O hábitat aquático ocorre em algumas linhagens das licófitas e samambaias, como *Salvinia* e *Azolla* (Salviniaceae); *Marsilea*, *Pilularia* e *Regnellidium* (Marsileaceae) e *Isoëtes* (Isoëtaceae) (PPG I, 2016). Essas plantas podem apresentar

elevada biomassa, a qual pode servir de recursos para artrópodes aquáticos. Embora seja potencialmente promissor, o campo das pesquisas sobre licófitas e samambaias aquáticas e animais carece de maior atenção. Por ora, há alguns poucos registros de licófitas e samambaias sendo utilizadas como refúgio, alimento e micro-habitat para reprodução de artrópodes aquáticos. Ilustrando essa interação, apresentamos o trabalho de Mauz e Reeder (2009), que reportaram a ocorrência de *Notiodes sporocarpicus* O'Brien, 2009 (Coleoptera: Curculionidae), pequenos besouros, que utilizam os esporocarpos de *Marsilea mollis* B.L. Rob. & Fernald como micro-habitat para reprodução no Arizona, Estados Unidos da América. No Brasil, há exemplos de pesquisas que demonstraram diferentes utilizações (abrigo, alimento e refúgio) de espécies de *Salvinia* por curculionídeos (Sousa, 2008) e heterópteros (percevejos) (Bervian et al., 2006). Em adição, ecossistemas aquáticos brasileiros apresentam alta biomassa de *Salvinia*, que pode suportar populações numerosas de macroinvertebrados, como as larvas de Chironomidae (Diptera), detritívoros (filtradoras e coletoras), herbívoros (minadores e raspadoras) e predadores (Callisto et al., 2002; Dornfeld e Fonseca-Gessner, 2005; Prellvitz e Albertoni, 2004). Em lagoas do estado de Minas Gerais, *S. molesta* D.S Mitch. hospedam mais de 100 espécies de insetos (Pelli e Barbosa, 1998), podendo representar um recurso alimentar para espécies de insetos durante o ano todo, como exemplificado a partir de *Myzus persicae* Sulzer,1776 (Heteroptera, Aphidae) e *Samea multiplicalis* Guenée, 1854 (Lepidoptera, Pyralidae) (Pelli e Barbosa, 2011). Recentemente, Coutinho et al. (2020) demonstraram que *Salvinia biloba* Raddi. hospeda diferente riqueza e densidade em relação à fauna de insetos associada, promovida pela sazonalidade e qualidade da água.

4. Formigas e samambaias

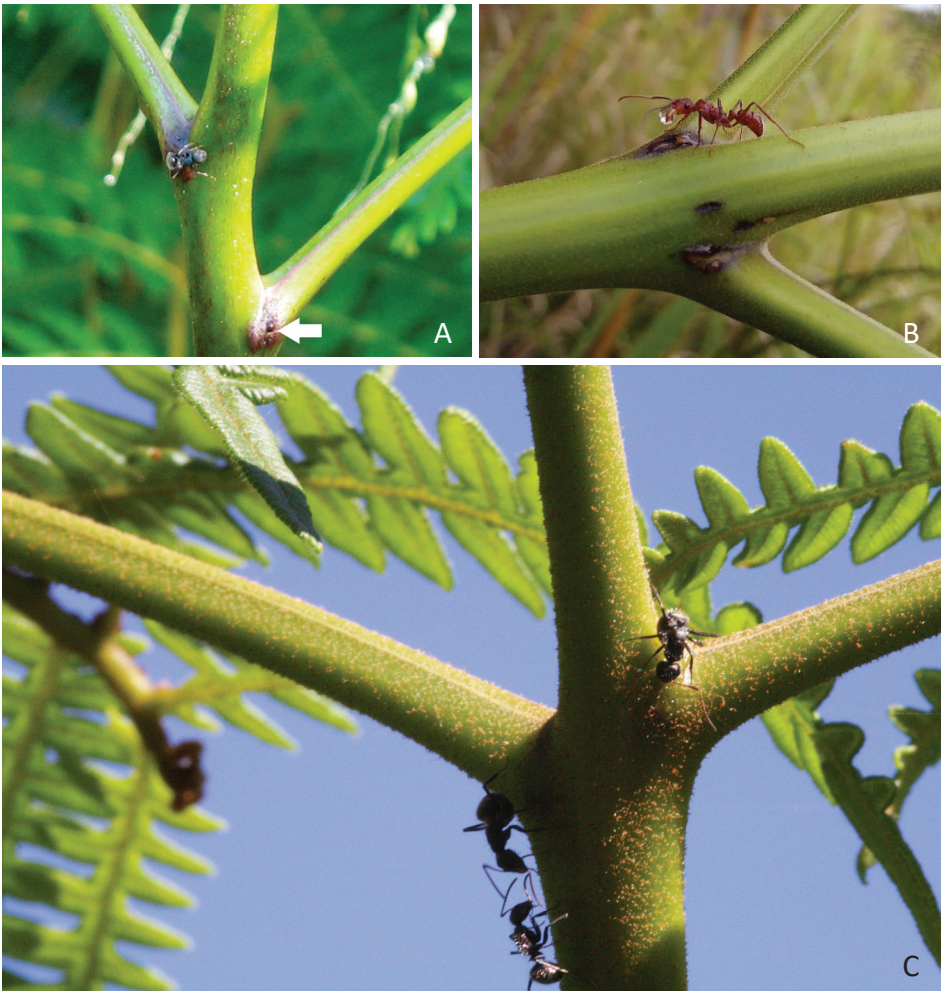
4.1. Nectários: interações mutualísticas?

As interações plantas e formigas estão entre as mais estudadas, envolvendo tanto relações antagonistas quanto mutualísticas, comensais ou oportunistas. Essas interações concentram a maior parte das pesquisas envolvendo samambaias e animais. Algumas espécies de samambaias possuem nectários (i.e., estruturas que secretam principalmente carboidratos e aminoácidos) em suas frondes, atrativos às formigas e outros artropodes. O registro mais antigo de nectários em samambaias foi realizado por Francis Darwin, em 1877 para

Pteridium aquilinum (Lloyd, 1901). Entretanto, a presença de nectários é relatada em várias partes do mundo para espécies de *Pteridium* (figura 7A) (Heads e Lawton, 1985; Lawton e Heads, 1984; Santos e Mayhé-Nunes, 2007), bem como para *Angiopteris*, *Aglaomorpha*, *Cyathea*, *Drynaria*, *Polybotrya*, *Pecluma* e *Polypodium* (Arens e Smith, 1998; Koptur et al., 1982; 2013; Potes, 2010; White e Turner, 2012). Até o momento, nectários foliares já foram registrados em 101 espécies de samambaias, pertencentes a 11 gêneros e seis famílias (Mehltreter et al., 2022). Ilustrando a atratividade de nectários às formigas, reportaram-se 33 espécies de formigas percorrendo as frondes (com maior frequência naquelas não totalmente expandidas) de *Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum* em vegetação de restinga no estado do Rio de Janeiro, sendo que oito espécies de formigas foram observadas frequentemente forageando os nectários da samambaia (Lancellotti et al., 2022) (figura 7B, C). Uma das formigas mais abundante foi *Ectatomma tuberculatum* Olivier, 1792 (figura 7B, C), alimentando-se nos nectários e patrulhando as frondes. Trata-se de uma espécie predadora e agressiva (Lancellotti et al., 2022; Lattke, 2003).

Os nectários das samambaias surgiram em diferentes tempos evolutivos (Koptur et al., 2013; Mehltreter et al., 2022). Alguns estudos demonstraram que esses nectários excretam quantidades expressivas de sacarose, frutose e glicose, utilizados como dieta para formigas, que, em contrapartida, podem proteger as samambaias contra herbívoros e patógenos. Quando, experimentalmente, as formigas foram excluídas de visitar os nectários das frondes de *Polypodium plebeium* Schldl. & Cham. (Polypodiaceae), a herbivoria por lagartas foi maior que em frondes controle, ou seja, com a presença das formigas (Koptur et al., 1998). Entretanto, em outros estudos, a hipótese de que formigas atraídas por nectários de samambaias (e.g. *Pteridium* spp. e *Polypodium furfuraceum* Schltdl. & Cham.) protegem as frondes de danos herbívoros não foi corroborada (Heads e Lawton, 1985; Koptur et al., 2013; Lawton e Heads, 1984). Em *P. furfuraceum*, os autores propuseram que a defesa é mais evidente quando a interação ocorre com formigas mais agressivas e envolve herbívoros não especialistas (Koptur et al., 2013).

Figura 7: Formigas em *Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum*; A – Nectários na base das pinas (seta); B – *Ectatomma tuberculatum* (Olivier, 1792) alimentando-se do néctar; C – Formigas do gênero *Camponotus* percorrendo as frondes



Fonte: Marcelo Guerra Santos (figuras A e C); Isabella Rodrigues Lancellotti (figura B).

No caso de *Pteridium*, nectários também foram visitados por vespas, aracnídeos e moscas, e as formigas não apresentavam comportamento agressivo (Heads e Lawton, 1985; Lawton e Heads, 1984). Schremmer (1969) comentou que *Pteridium* pode não obter benefícios das formigas que visitam seus nectários porque a secreção do néctar e as visitas das formigas cessam antes que os herbívoros iniciem o ataque às frondes. Nesse contexto, Keeler (1981) indicou que essa relação

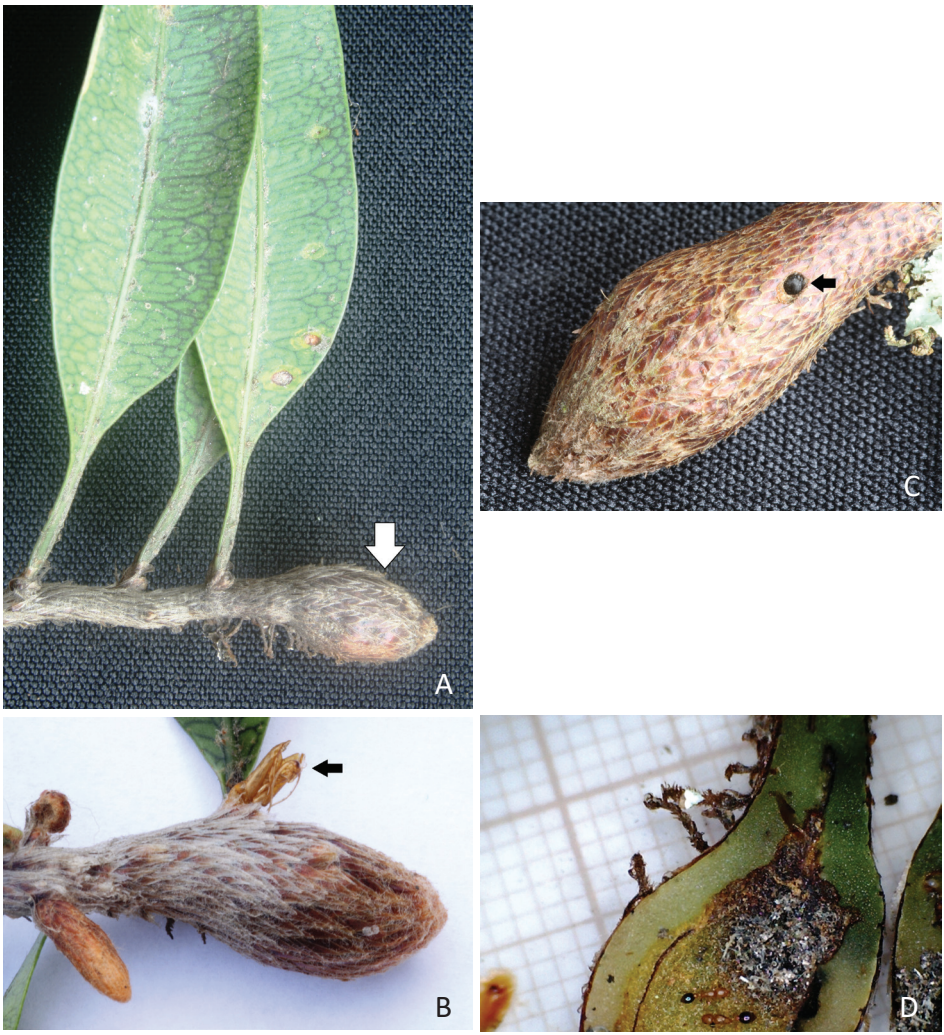
mutualística pode ser mais expressiva em estágios iniciais de desenvolvimento foliar, quando as frondes não possuem outras defesas efetivas (e.g., dureza foliar). Recentemente, Melhtreter et al. (2022) reportaram que a liberação de néctar em folhas jovens pode atrair formigas mutualísticas para proteger as folhas contra herbívoros apenas durante este estágio de desenvolvimento mais vulnerável. Em adição, Lawton e Heads (1984) propuseram que a baixa densidade de formigas sobre frondes de *Pteridium* é o principal fator que limita a ocorrência de mutualismo dessa planta com formigas em algumas partes do mundo. Portanto, o papel dos nectários com traço de defesa anti-herbivoria nas samambaias é dependente de vários fatores (e.g., densidade e agressividade das formigas) e nem sempre é identificado. Não obstante, samambaias com nectários potencialmente mantêm uma diversidade considerável de formigas e porventura outros insetos (Heads e Lawton, 1985; Page, 1982).

4.2. Interações comensais

Segundo Begon et al. (2007), aquelas relações em que o prejuízo para o hospedeiro de um "parasito" ou o benefício para um "mutualista" não podem ser demonstrados deveriam ser classificadas como comensais ou "hospedeiro-hóspede". A presença dos nectários em samambaias e a interação que é estabelecida com outros animais, principalmente as formigas, ainda não é bem esclarecida, conforme relatado anteriormente. Entretanto, outras interações necessitam de atenção. Entre elas, a estabelecida entre a samambaia epífita *Antrophyum lanceolatum* (L.) Kaulf. e a formiga *Pheidole flavens* Roger, 1863. Watkins et al. (2008) relataram que essa formiga utiliza o caule da samambaia como abrigo. Segundo esses autores, elementos oriundos da decomposição dos resíduos produzidos pelas formigas, principalmente nitrogênio, são absorvidos pela samambaia. A relação é facultativa (i.e., formigas ausentes em 38% da amostragem), e as formigas não apresentam comportamento agressivo. Esse é um exemplo de que plantas mesmo sem estruturas especializadas para atração de formigas podem se beneficiar da associação com esses insetos. Outro exemplo é encontrado em *Microgramma megalophylla* (Desv.) de la Sota na Floresta Amazônica do Brasil. Mesmo sem estruturas morfológicas para a atração de formigas, o caule dessa samambaia apresenta interações com formigas do gênero *Camponotus* (Almeida, 2018). A autora indicou a necessidade de investigações no sentido de esclarecer se a relação é oportunista ou mutualística. Em *Microgramma squamulosa*, Santos et al. (2019) registraram seis espécies de

formigas em galhas senescentes dessa samambaia, com a maioria das espécies estabelecendo ninhos dentro das galhas vazias. Nessa interação, o inseto galhador (veja tabela 1) eclode e deixa uma abertura na galha senescente, a qual permite a colonização das formigas (figura 8).

Figura 8: A – Galha caulinar em *Microgramma squamulosa* (seta); B – Ecdise de microlepidoptero galhador que emergiu da galha (seta); C – Buraco deixado pela saída do galhador (seta); D – Galha cortada, exibindo formigas que vivem no interior



Fonte: Marcelo Guerra Santos.

Há também interações entre formigas e samambaias que, a princípio, parecem totalmente oportunistas. Um exemplo advém da samambaia *Acrostichum danaeifolium*, que tem seus pecíolos e raques perfurados por larvas de um microlepidoptero (discutido na seção "Samambaias e mariposas brocadoras"), formando galerias posteriormente habitadas por formigas (Mehltreter et al., 2003). Na Floresta Atlântica já foram registradas quinze espécies de formigas ocupando o interior dos pecíolos de *A. danaeifolium* (Santos et al., 2022). Formigas também foram registradas no interior do pecíolo de *Pteris deflexa* Link, sem atividade aparente de proteção para a samambaia (Santos e Mayhé-Nunes, 2007), e utilizando o cáudice e as frondes de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) para forrageio e nidificação (Santos-Silva et al., 2019). Essas cavidades e galerias nos caules e pecíolos das plantas são uma importante fonte de proteção e expansão de colônias de formigas (Fernandes et al., 2019).

4.3. Interações mutualísticas: domácias

Outras samambaias possuem domácias, cavidades presentes nos caules que abrigam formigas, promovendo uma interação que pode apresentar alto grau de especificidade (Mehltreter, 2010). *Lecanopteris* spp. (figura 9), distribuídas no sudeste Asiático e no *Microgramma* subg. *Solanopteris* (Copel.) Lellinger, com distribuição Neotropical, são samambaias epífitas que possuem domácias, adquirindo parte de seus nutrientes (nitrogênio) por meio do mutualismo com as formigas, como demonstrado por Gay (1991). Além do benefício nutricional, as formigas presentes em domácias podem atuar na defesa das samambaias ao deter alguns predadores que ameaçam seus ninhos. Cinco espécies de formigas (gêneros: *Iridomyrmex* Mayr. e *Crematogaster* Lund.) foram regularmente associadas com *Lecanopteris* (Gay, 1993). As plantas adultas desse gênero podem sobreviver sem formigas (Gay, 1990; Gay e Hensen, 1992), no entanto, essa ausência pode afetar significativamente a sobrevivência e o vigor durante o estágio juvenil (Gay, 1993). No caso de *Microgramma* subg. *Solanopteris*, as formigas *Azteca* Forel se tornam muito agressivas quando suas plantas hospedeiras sofrem algum distúrbio (Moran, 2004).

Há ainda samambaias que possuem pseudodomácias ou domácias externas a partir da disposição dorsiventral do caule e adensamento de raízes, como *Polytaenium cajennense* (Desv.) Benedict, que abrigam de modo casual formigas *Azteca* (León e Young, 2010). As autoras especularam sobre os benefícios da inte-

ração como o possível corte de outras epífitas potencialmente competidoras por recursos na planta hospedeira. Tanaka e Itioca (2011) apresentaram evidências de que formigas *Crematogaster difformis* Smith, F., 1857, associadas a *Lecanopteris* e *Platycerium*, cortam e excluem lianas nos troncos das árvores hospedeiras das samambaias. Consequentemente, esse sistema samambaias e formigas pode regular a distribuição de lianas, ao passo que também beneficiam as árvores hospedeiras, uma vez que, em geral, lianas têm efeitos negativos sobre o crescimento e a sobrevivência das árvores hospedeiras, influenciando a captura de luz, nutrientes e água. Em adição, esse estudo demonstrou que as formigas operárias não patrulham apenas as samambaias, mas também a árvore hospedeira. A partir desse mesmo sistema (*C. difformis*, *Lecanopteris* e *Platycerium*), Tanaka et al. (2009) demonstraram experimentalmente a potencialidade das formigas em regular abundância de insetos herbívoros, diminuindo a proporção média de área foliar perdida e a proporção de frondes danificadas das samambaias. Interessantemente, algumas baratas convivem com essas formigas no caule das samambaias, não sendo atacadas (Inui et al., 2009).

Figura 9: *Lecanopteris* sp. A – Caule e base dos pecíolos; B – Detalhe do caule oco (domácia)

Fotos: Marcelo Guerra Santos.

4.4. Interações antagônicas: herbivoria

Formigas também interagem com samambaias de maneira antagônica. Formigas cortadeiras, especialmente colônias pequenas de *Atta cephalotes* L., 1758 e *Acromyrmex coronatus* Fabricius, 1804, foram registradas atacando frondes de samambaias (não identificadas) (Wetterer, 1994; 1995). Wirth et al. (2003)

reportaram que colônias grandes de *A. cephalotes* cortavam frondes de espécies (ou indivíduos) da família Polypodiaceae. Outras pesquisas, associadas a aspectos fenológicos e da história natural das samambaias, indicaram as formigas como possíveis herbívoros da espécie arborescente *Alsophila setosa* Kaulf., atacada por *Atta sexdens* L., 1758 (Silva, 2008) e *Acromyrmex nigrosetosus* Forel, 1908 (Luederwaldt, 1923 apud Schmitt e Windisch, 2005). Em adição, em uma pesquisa sobre os efeitos de perturbações na diversidade, utilizando formigas cortadeiras como modelo, reportou-se a atividade herbívora para espécies de Blechnaceae (Falcão, 2004). Recentemente, Farias et al. (2018b) reportaram 17 espécies de samambaias sofrendo danos de formigas cortadeiras em ecossistemas do México, Costa Rica e Brasil (Figura 10). Os maiores danos foram registrados em *Meniscium serratum* Cav., com 32.3% de área foliar removida. Os autores sugerem que algumas samambaias representam um recurso ocasional, de curta duração e alternativo na dieta das formigas.

Figura 10: Fronde de *Meniscium macrophyllum* Kunze atacadas por formigas cortadeiras

Fonte: Rafael de Paiva Farias.

5. Relações ecológicas e controle biológico de samambaias

O controle biológico (i.e., técnica que utiliza meios naturais, tipicamente outros organismos, para reduzir ou eliminar populações consideradas pragas) pode se basear em parasitismo, predação e herbivoria. Diversos herbívoros foram testados para controle biológico de samambaias invasoras, especialmente espécies aquáticas, como *Salvinia* e *Azolla* (Salviniaceae) (McConnachie et al., 2004; McFarland et al., 2004). O rápido crescimento de algumas espécies de *Salvinia* pode representar um sério problema ambiental, permitindo que se espalhem por toda a superfície da água, restringindo a penetração da luz e removendo nutrientes. Como resultado, elas competem com as plantas nativas, reduzindo a diversidade de habitat e limitando as fontes de alimentos na cadeia alimentar, especialmente peixes (Robinson et al., 2010).

O gorgulho *Cyrtobagous salviniae* Calder & Sands, 1985 (Coleoptera) é altamente eficaz no controle de *Salvinia molesta* D.S.Mitch., samambaia aquática nativa do Brasil que invadiu diversos países após introdução com a finalidade ornamental (Miller e Sheffield, 2004; Tipping e Center, 2003). Uma série de estudos realizados nos Estados Unidos buscaram herbívoros para controle biológico de *Lygodium microphyllum* (Cav.) R. Br. (Lygodiaceae), encontrando espécies de traças, indutores de galhas (provocando o enrolamento de novos brotos) e minadores que são promissores para tal finalidade (De Winter e Amoroso, 2003; Goolsby et al., 2003; 2004; Robinson et al., 2010). Estudos sobre a composição de insetos herbívoros de samambaias nos diferentes domínios fitogeográficos brasileiros podem identificar candidatos a controle biológico.

6. Samambaias epífitas e biomassa de invertebrados

Um estudo realizado em Florestas Tropicais do Borneo reportou uma surpreendente fauna e biomassa de invertebrados na samambaia paleotropical *Asplenium nidus* L. (Aspleniaceae). Essa epífita pode conter metade da biomassa de invertebrados dentro de 1 hectare do dossel florestal. Isso indica que uma substancial proporção de energia e nutrientes convertidos em biomassa animal no dossel florestal está sendo canalizada através dessa samambaia (Ellwood e Foster, 2004). Certamente, outras samambaias epífitas de dossel têm contribuição substancial nas comunidades animais e no funcionamento do ecossistema, e trabalhos dessa natureza são requeridos no Brasil.

7. Considerações finais

Um número substancial de interações entre licófitas e samambaias com animais tem sido reportado na literatura, e o Brasil tem dado sua contribuição, especialmente a partir de estudos realizados na Floresta Atlântica, com pesquisas de cunho descritivo e registros de novas interações, espécies hospedeiras ou novas espécies de insetos. Espera-se um crescimento dessas pesquisas nos próximos anos, modificando definitivamente o pensamento bastante difundido nas últimas décadas de que licófitas e samambaias não possuíam interações com animais.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de produtividade em pesquisa concedida ao primeiro autor (311198/2013-9 e 308045/2017-3) e bolsa de doutorado (140966/2014-5) e PDJ (151258/2018-0), ao segundo autor. Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) pela bolsa Jovem Cientista do Nosso Estado concedida ao primeiro autor (E-26/201.533/2014 e E-26/203.236/2017). Ao Programa de Incentivo à Produção Científica, Técnica e Artística (PROCIÊNCIA) da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ) pela bolsa concedida ao primeiro autor. Marcelo Guerra Santos agradece aos alunos Isabella Rodrigues Lancellotti, Anderson Santos Portugal, Rennan Leite Martins Coutinho, Arthur Flores Ribeiro, Bianca Pereira, Thamires Guayanaz da Silva, Gemagno Marinho Ribeiro, Mariana Fernandes da Rocha, Marcelly Barros Barreto, André Costa Siqueira, Rafael Pontes e Luiz José Soares Pinto que, durante a realização do projeto "Interações entre Pteridófitas e Insetos", ajudaram com a coleta e o processamento dos dados. Rafael Farias agradece ao doutorando Lucas Costa, Dr.ª Iva Carneiro Leão Barros, Dr. Augusto César Pessoa Santiago e Dr. Klaus Mehltreter por todo suporte em coletas, análises e outros, durante a tese de doutorado *Herbivoria e Defesas de Samambaias em Florestas Tropicais*.

Referências

Almeida, T. E. "Ant-fern association in *Microgramma megalophylla*". *American Fern Journal*, 2018, 108 (2), p. 62–64.

Arens, N. C. e Smith, A. R. "*Cyathea planadae*, a remarkable new creeping tree fern from Colombia, South America". *American Fern Journal*, 1998, 88, p. 49–59.

Arosa, M. L. et al. "Fern feeding ecology of the Azores bullfinch *Pyrrhula murina*: the selection of fern species and the influence of nutritional composition in fern choice". *Ardeola*, 2009, 56, p. 71–84.

Arosa, M. L. et al. "First report of fern (*Culcita macrocarpa*) spore consumption by a small mammal (*Apodemus sylvaticus*)". *Mammalian Biology*, 2010, 75, p. 115–121.

Balick, J. et al. "Biochemical and evolutionary aspects of arthropod predation on ferns". *Oecologia*, 1978, 35, p. 55–89.

Barbé, M. et al. "Dispersal of bryophytes and ferns is facilitated by small mammals in the boreal forest". *Écoscience*, 2016, 23 (3-4), p. 67–76.

Barcelos A. O. e Santos M. R. D. "Análise comparada de perda de área foliar entre folhas férteis e estéreis de *Asplenium auritum* Sw. (Aspleniaceae)". *Natureza* [*online*], 2014, 12 (2), p. 97-100.

Barker, M. S. et al. "Lepidopteran soral crypsis on Caribbean ferns". *Biotropica*, 2005, 37, p. 314–316.

Begon, M. et al. *Ecologia: De indivíduos a ecossistemas*. Porto Alegre: Artmed, 2007.

Bervian, C. et al. "Heterópteros (Insecta) aquáticos e semi-aquáticos associados a *Salvinia auriculata* (Salvinaceae) em três ambientes do Pantanal do Rio Negro, Município de Aquidauana, MS". *Ensaios e Ciência*, 2006, 10, p. 143–152.

Boch, S. et al. "Fern and bryophyte endozoochory by slugs". *Oecologia*, 2013, 172, p. 817–822.

Boch, S. et al. "Is fern endozoochory widespread among fern-eating herbivores?". *Plant Ecology*, 2016, 217, p. 13–20.

Brock, J. M. R. e Collier, K. "Bat dispersal of fern spores in New Zealand". *New Zealand Journal of Ecology*, 2020, 44, (2), 3410.

Brown C. M., et al. "Dietary palaeoecology of an Early Cretaceous armoured dinosaur (Ornithischia; Nodosauridae) based on floral analysis of stomach contents". *Royal Society Open Science*, 2020, 7, 200305.

Brown J. W. et al. "Description and life history of an unusual fern-feeding tortricid moth (Lepidoptera: Tortricidae) from Brazil". *Annals of the entomological society of America*, 2004, 97, p. 865–871.

Callisto, M. et al. "The influence of *Eucalyptus* plantations on the macrofauna associated to *Salvinia auriculata* in Southeast Brazil". *Brazilian Journal Biology*, 2002, 61, p. 63–68.

Common, I. F. B. *Moths of Australia*. Carlton, Australia: Melbourne University Press, 1990.

Cooper-Driver, G. "Anti-predation strategies in pteridophyte – a biochemical approach". *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences*, 1985, 86, p. 397–402.

Cornelissen, T. et al. "Shelter-building insects and their role as ecosystem engineers". *Neotropical Entomology*, 2016, 45, p. 1–12.

Coutinho, R. L. M. "Influence of seasonality on macroinvertebrate diversity associated with the aquatic fern *Salvinia biloba* Raddi". *EntomoBrasilis*, 2020, 13, p. e0889.

Daniel M. J. "Feeding by the short tailed bat (*Mystacina tuberculata*) on fruit and possibly nectar." *New Zealand Journal of Zoology*, 1976, 3 (4), p. 391–398.

De Winter, W. P. e Amoroso, V. B. *Cryptogams: ferns and fern allies, plant resources of south-east Asia*. Leiden, The Netherlands: Backhuys, 2003.

Del-Claro, K. "Origens e importância das relações planta-animais para a ecologia e conservação". In Del-Claro, K. e Torezan-Silingardi, H.M. (Orgs.). *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva*. Rio de Janeiro: Technical Books, 2012, p. 37-50.

Dornfeld, C. B. e Fonseca-Gessner, A. "Fauna de *Chironomidae* (Diptera) associada à *Salvinia* sp e *Myriophyllum* sp em um reservatório do córrego do Espraiado, São Carlos, São Paulo, Brasil". *Entomologia y Vectores*, 2005, 12, p. 181–192.

Ellwood, M. D. F. e Foster, W. A. "Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy". *Nature*, 2004, 429, p. 549–551.

Falcão, P. F. *Efeito da fragmentação florestal na diversidade de plantas cortadas pela formiga cortadeira Atta laevigata* (Dissertação). Universidade Federal de Pernambuco, 2004.

Farias, R. P. et al. "First record of galls in the tree fern *Cyathea phalerata* (Cyatheaceae) from a Tropical Rainforest in Brazil". *Brazilian Journal of Biology*, 2018a, 78 (4), p. 799–801.

Farias, R. P. et al. "Selective fern herbivory by leaf-cutter ants of *Atta cephalotes* (L.) in Brazil". *Brazilian Journal of Botany*, 2018b, 41, p. 923–929.

Farias, R. P. et al. "Leaf defense syndromes in tropical ferns". *Plant Ecology*, 2020a, 221, 853–865.

Farias, R. P. et al. "Galls on Brazilian ferns: new records and notes". *Brazilian Journal of Biology*, 2020b, 80 (1), p.199–205.

Fernandes, T. T. et al. "Ant Occupation of Twigs in the Leaf Litter of the Atlantic Forest: Influence of the Environment and External Twig Structure". *Tropical Conservation Science*, 2019, 12, p. 1–9.

Fuentes-Jacques, L. J. et al. "A global review and network analysis of phytophagous insect interactions with ferns and lycophytes". Plant Ecology, 2022, 223, p. 27–40.

Gay, H. "Ant-houses in the fern genus *Lecanopteris* Reinw. (Polypodiaceae) – the rhizome morphology and architecture of *L. sarcopus* Teijsm and Binnend. and *L. darnaedii* Hennipman". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1991, 106, p. 199–208.

Gay, H. "Animal-fed plants – an investigation into the uptake of ant-derived nutrients by the Far-Eastern epiphytic fern *Lecanopteris* Reinw. (Polypodiaceae)". *Biological Journal of the Linnean Society*, 1993, 50, p. 221–233.

Gay, H. e Hensen, R. "Ant specificity and behaviour in mutualisms with epiphytes: the case of *Lecanopteris* (Polypodiaceae)". *Biological Journal of the Linnean Society*, 1992, 47, p. 261–284.

Gee, C. T. "Dietary Options for the Sauropod Dinosaurs from an Integrated Botanical and Paleobotanical Perspective". In Klein, N. et al. (Eds.). *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants. Indiana University Press*, 2011, p. 34-56.

Gemmrich, A. R. "Fatty acid composition of fern spore lipids". *Phytochemistry*, 1977, 16, p. 1044–1046.

Goolsby, J. A.; Wright, D. e Pemberton, R. W. "Exploratory surveys in Australia and Asia for natural enemies of Old World climbing fern, *Lygodium microphyllum*". *Biological Control*, 2003, 28, p. 33–46.

Goolsby, J. A. et al. "Pre-release assessment of impacton biomass production of an invasive weed, *Lygodium microphyllum*, by a potentialbiological control agent, *Floracarus perrepae*". *Environmental Entomology*, 2004, 33, p. 997–1002.

Heads, P. A. e Lawton, J. H. "Bracken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid ant predation". *Ecological Entomology*, 1985, 10, p. 29–42.

Hendrix, S. D. "An evolutionary and ecological perspective of the insect fauna of ferns". *American Naturalist*, 1980, 115, p. 171–196.

Hendrix, S. D. e Marquis, R. J. "Herbivore damage to three tropical ferns". Biotropica, 1983, 15 (2), p. 108-111.

Houard, C. *Les Zoocécidies des Plantes de L'Amérique du Sud et de L'Amérique Centrale*. Paris: Hermann et Cie, 1933.

Inui, Y. et al. "Within-nest abundance of a tropical cockroach *Pseudoanaplectinia yumotoi* associated with *Crematogaster* ants inhabiting epiphytic fern domatia in a Bornean dipterocarp forest". *Journal of Natural History*, 2009, 43, p. 1139–1145.

Isaias, R. M. S. et al. "Developmental anatomy of galls in the Neotropics: arthropods stimuli versus host plant constraints". In Fernandes, G.W. e Santos, J.C. (Eds.). *Neotropical Insect Galls*. Springer, 2014, p. 15-34.

Keeler, K. H. "A model of selection for facultative, non-symbiotic mutualism". *The American Naturalist*, 1981, 118, p. 488–498.

Kirk, A. A. "Insects associated with bracken fern *Pteridium aquilinum* (Polypodiaceae) in Papua New Guinea and their possible use in biological control". *Acta Oecologica/Oecologia Applicata*, 1982, 3, p. 343–359.

Koptur, S. et al. "Nectaries in some Neotropical species of *Polypodium* (Polypodiaceae): preliminary observations and analyses". *Biotropica*, 1982, 14, p. 108–113.

Koptur, S. et al. "Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in central Mexico". *American Journal of Botany*, 1998, 85, p. 736–739.

Koptur, S. et al. "Nectar secretion on fern fronds associated with lower levels of herbivore damage: field experiments with a widespread epiphyte of Mexican cloud forest remnants". *Annals of Botany*, 2013, 111, p. 1277–1283.

Kraus, J. E. et al. "Morphological studies on entomogenous stem galls of *Microgramma squamulosa* (Kauf.) Sota (Polypodiaceae)". *American Fern Journal*, 1993, 83, p. 120–128.

Labandeira, C. C. e Phillips, T. L. "A Carboniferous insect gall: insight into early ecologic history of the Holometabola". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1996, 93, p. 8470-8474.

Lancellotti, I. R. et al. "Ants associated with fronds of the tropical bracken fern *Pteridium esculentum* subsp. *arachnoideum*". Biota Neotropica, 2022, 22 (4), p. e20221416.

Landoni, G. F. e Windisch, P. G. "Predation of bracken fern (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn var. *arachnoideum* (Kaulf.) Brade) in Southern Brazil by moths of the genus *Erupa*". *American Fern Journal*, 2013, 103, p.139–140.

Lattke, J. E. "Subfamília Ponerinae". In Fernández, F. (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2003, p. 261-281.

Lawton, J. H. e Heads, P. A. "Bracken, ants and extrafloral nectaries. I. The components of the system". *Journal of Animal Ecology*, 1984, 53, p. 995–1014.

Lehn, C. R. et al. "Occurrence of galls in *Microgramma mortoniana* (Polypodiopsida: Polypodiaceae) from a subtropical forest, Brazil". *Lilloa*, 2020, 57 (1), p. 72–80.

León, B. e Young, K. R. "A fortuitous ant-fern association in the Amazon lowlands of Peru". *Revista Peruana de Biología*, 2010, 17, p. 245–247.

Leschen, R. A. e Lawrence, J. F. "Fern sporophagy in Coleoptera from the Juan Fernandez Islands, Chile, with descriptions of two new genera in *Cryptophagidae* and *Mycetophagidae*". *Systematic Entomology*, 1991, 16, p. 329–-352.

Lloyd, F. E. "The extra-nuptial nectaries in the common brake, *Pteridium aquilinum*". *Science*, 1901, 13, p. 885-890.

Luederwaldt, Von H. *Die Cyathaceen aus der Umgebung der Stadat S. Paulo*. São Paulo: Zeitschriff Deutscher Verein für Wissenschaft und Kunst, 1923.

Maia, V. C. e Mascarenhas, B. "Insect galls of the Parque Nacional do Itatiaia (Southeast Region, Brazil)". *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2017, 89, p. 505–575.

Maia, V. C. e Santos, M. G. "A new genus and species of gall midge (Diptera, Cecidomyiidae) associated with *Microgramma vacciniifolia* (Langsd. & Fisch.) Copel. (Polypodiaceae) from Brazil". *Revista Brasileira de Entomologia*, 2011, 55, p. 40–44.

Maia, V. C. e Santos, M. G. "Record of insects in two fern species of the genus *Microgramma* (Polypodiaceae) in the Atlantic Rain Forest, Rio de Janeiro state, Brazil". *Brazilian Journal Biology*, 2015, 75, p. 253–254.

Maia, V. C. et al. "Ocorrência e caracterização de galhas de insetos em áreas de restinga de Bertioga (São Paulo, Brasil)". *Biota Neotropica*, 2008, 8, p.167–197.

Malone, C. R. e Proctor, V. W. "Dispersal of *Marsilea mucronata* by Water Birds". *American Fern Journal*, 1965, 55 (4), p. 167-170.

Mani, M. S. *Ecology of plant galls*. The Hague: Dr. W. Junk. Publishers, 1964.

Martins, R. P. e Pimenta, H. R. "*Phaonia gallicola* Albuquerque, 1958 (Diptera:Muscidae) a gall maker on *Pteridium aquilinum* Kunh. (Pteridophyta)". *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 1988, 17, p. 181-182.

Martins, R. P. et al. "First survey of insects feeding on *Pteridium aquilinum* in Brazil". *Revista Brasileira de Entomologia*, 1995, 39 (1), p. 151-156.

Mauz, K. e Reeder, J. R. "*Marsilea mollis* (Marsileaceae) sporocarps and associated insect parasitism in Southern Arizona". *Western North American Naturalist*, 2009, 69, p. 382–387.

Mcconnachie, A. J. et al. "Field assessment of a frond-feeding weevil, a successful control agent of red waterfern, *Azolla filiculoides*, in southern Africa". *Biological Control*, 2004, 29, p. 326–31.

Mcfarland, D. G. et al. *Salvinia molesta (giant Salvinia) in the United States: a review of species ecology and approaches to management.* Vicksburg, MS, USA, Washington: US Army Engineer Research and Development Center, 2004.

Mehltreter, K. "Interactions of ferns with fungi and animals". In Mehltreter, K. et al. (Eds.). *Fern ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2010, p. 220–254.

Mehltreter, K. et al. "Herbivory on epiphytic ferns of a Mexican cloud forest". *Fern Gazette*, 2006, 17, p. 303–309.

Mehltreter, K. e Tolome, J. "Herbivory on three tropical fern species of a Mexican cloud forest". In Chandra, S. e Srivastava, M. (Eds.). *Pteridology in the New Millenium*. Alphen aan den Rijn: Kluwer Academic Publishers, 2003, p. 375-381.

Mehltreter, K. e Valenzuela, J. "Leafcutter ants as test organisms for leaf quality of ferns". *Indian Fern Journal*, 2012, 29, p. 262–268.

Mehltreter, K. et al. "Moth larvae-damaged giant leather-fern *Acrostichum danaeifolium* as host for secondary colonization by ants". *American Fern Journal*, 2003, 93, p. 49–55.

Mehltreter, K. et al. "Nectaries in ferns: their taxonomic distribution, structure, function, and sugar composition". American Journal of Botany, 2022, 109 (1), p. 46-57.

Miller, J. e Sheffield, E. Controlling Kariba weed. *Biological Sciences Review*, 2004, 17, p. 39–41.

Moran, R. C. *A natural history of ferns*. Portland Oregon: Timber Press, 2004.

Naito, T. "Systematic position of the genus *Rocalia* (Hymenoptera, Tenthredinidae) feeding on fern spores, with description of a new species from Japan". *Kontyú*, 1988, 56, p. 788–804.

Nervo, M. H. et al. "Herbivory on *Pecluma pectinatiformis* (L.) Price (Polypodiopsida) by caterpillars of *Argyrosticta* Hübner (Lepidoptera) – a possible case of mimicry?". *American Fern Journal*, 2011, 101, p. 317–318.

Nyman, T. e Julkunen-Titto, R. "Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall--inducing sawflies". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97 (24), p. 13184–13187.

Page C. N. "Field observations on the nectaries of bracken, *Pteridium aquilinum*, in Britain". *Fern Gazette*, 1982, 12, p. 233–240.

Pan, L. Y. et al. "Is a gall an extended phenotype of the inducing insect? A comparative study of selected morphological and physiological traits of leaf and stem Galls on *Machilus thunbergii* (Lauraceae) induced by five species of *Daphnephil*a (Diptera: Cecidomyiidae) in Northeastern Taiwan". *Zoological Science*, 2015, 32, p. 314-32.

Patra, B. e Bera, S. "Herbivore damage to ferns caused by a chrysomelid beetle from lower gangetic plains of west Bengal, India". *American Fern Journal*, 2007, 97, (1), p.19–29.

Patra B. et al. "Soral crypsis: protective mimicry of a coccid on an Indian fern". *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50, p. 653–658.

Pelli, A. e Barbosa, F. A. R. "Insect fauna associated with *Salvinia molesta* Mitchell in a lake of Lagoa Santa Plateau, Minas Gerais, Brazil". *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 1998, 26, p. 2125–2127.

Pelli, A. e Barbosa, F. A. R. "Herbivoria em *Salvinia molesta* Mitchel em um Lago do Planalto Kástico de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil". *SaBios – Revista de Saúde e Biologia*, 2011, 6, p. 60–66.

Potes, A. "Comparative anatomy of the nectaries of *Aglaomorpha* and *Drynaria* (Polypodiaceae)". *American Fern Journal*, 2010, 100, p. 80– 92.

PPG I "A community-derived classification for extant lycophytes and ferns". *Journal of Systematics Evolution*, 2016, 54, p. 563–603.

Prellvitz, L. J. e Albertoni, E. F. "Caracterização temporal da comunidade de macroinvertebrados associada a *Salvinia* sp. (Salviniaceae) em um Arroio da Planície Costeira de Rio Grande, RS". *Acta Biologica Leopoldensia*, 2004, 26, p. 213–223.

Raman, A. "Insect-induced plant galls of India: unresolved questions". *Current Science*, 2007, 92, p. 748–757.

Raman, A. "Insect–bryophyte interactions: a little explored territory in the domain of insect–plant interactions". *Current Science*, 2018, 115 (4), p. 614–616.

Robinson, G. S. et al. *A field guide to the smaller moths of South-East Asia*. Kuala Lumpur, Malaysia: Malaysian Nature Society, 1994.

Robinson, R. C. et al. "Problem ferns: their impact and management". In Mehltreter, K. et al. (Eds.). *Fern ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2010, p. 255–322.

Robledo, J. M. et al. "Phytophagy on fossil ferns from Argentina (Palo Pintado Formation, Late Miocene): A review of their fossil record and ichnotaxonomy". *Revista Brasileira de Paleontologia*, 2015, 18 (2), p. 225-238.

Rocha, M. F. et al. "Cyanogenesis prospection in galled and non-galled tissues of *Microgramma squamulosa* (Polypodiaceae)". *Lilloa*, 2020, 57 (2), p. 156-163.

Santos, M. G. e Maia, V. C. "A synopsis of fern galls in Brazil". *Biota Neotropica*, 2018, 18, (3), e20180513.

Santos, M. G. e Mayhé-Nunes, A. J. "Contribuição ao estudo das interações entre pteridófitas e formigas". *Revista Brasileira de Biociências*, 2007, 5, p. 381–383.

Santos, M. G. e Wolff, V. R. S. "Two species of armored scale insects (Hemiptera: Diaspididae) associated with sori of ferns". *EntomoBrasilis*, 2015, 8, p. 232–234.

Santos, M. G. et al. "Cianogênese em esporófitos de pteridófitas avaliada pelo teste do ácido pícrico". *Acta Botanica Brasilica*, 2005, 19 (4), p. 783–788.

Santos, M. G. et al. "A review of galls on ferns and lycophytes". *Environmental Entomology*, 2019*,* 48, p. 53–60.

Santos, M.G. et al. "Phenolic substances and cyanogenesis in galled and non-galled tissue of the fern species *Microgramma vacciniifolia*". *Brazilian Journal of Biology*, 2021, 82.

Santos, M.G. et al. "Ants associate with microlepidoptera galleries in leaves of *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch." Revista Brasileira de Entomologia, 2022, 66 (2), p. e20210092.

Santos-Silva, D. L. et al. "Formigas associadas a *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) em um fragmento de Cerrado maranhense, Nordeste, Brasil". *Biota Amazônica*, 2010, 9 (1), p. 34–36.

Sawamura, M. et al. "Fern-spore feeder interaction in temperate forests in Japan: sporing phenology and spore-feeding insect community". *American Journal of Botany*, 2009, 96, p. 594–604.

Schmitt, J. L. e Windisch, P. G. "Aspectos ecológicos de *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae, Pteridophyta) no Rio Grande do Sul, Brasil". *Acta Botanica Brasilica* , 2005, 19, p. 859–865

Schneider, H. et al. "Ferns diversified in the shadow of angiosperms". *Nature*, 2004, 428 (6982), p. 553–557.

Schremmer, F. "Extranuptiale Nectarien. Beobachtungen an *Salix eteagnos* Scop. und *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn". Österreichische botanische Zeitschrift , 1969, 11, p. 205–22.

Scott, A. C. "Coprolites containing plant material from the Carboniferous of Britain'. *Paleotonlogy*, 1977, 20, p. 59–68.

Shuter, E. e Westoby, M. "Herbivorous arthropods on bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Khun) in Australia compared with elsewhere". *Australian Journal of Ecology*, 1992, 17, 329–339.

Silva, F. C. L. *Ecofisiologia de Cyatheaceae (Monilophyta): fenologia, banco de esporos, anatomia e germinação* (Tese). Universidade Federal de Pernambuco, 2008.

Sousa, W. O. Curculionídeos (Insecta, Coleoptera) *associados às macrófitas aquáticas no pantanal mato-grossense e Amazônia central: taxonomia, ecologia, testes alimentar e de mergulho* (Tese). Universidade Federal do Paraná, 2008.

Srivastava, D. et al. "Spore-feeding: a new, regionally vacant niche for bracken herbivores". *Ecological Entomology*, 1997, 22, p. 475–478.

Sugita, N. et al. "Possible spore dispersal of a Bird-nest fern *Asplenium setoi* by Bonin flying foxes *Pteropus pselaphon*". *Mammal study*, 2013, 38, p. 225–229.

Tanaka, H. O. e Itioka, T. "Ants inhabiting myrmecophytic ferns regulate the distribution of lianas on emergent trees in a Bornean tropical rainforest". *Biology Letters*, 2011, 7, p. 706–709.

Tanaka, H. O. et al. "Anti-herbivore effects of an ant species, *Crematogaster difformis*, inhabiting myrmecophytic epiphytes in the canopy of a tropical lowland rainforest in Borneo". *Ecological Research*, 2009, 24, p. 1393–1397.

Taylor, T. M. e Scott, A. C. "Interactions of plants and animals during the Carboniferous". *BioScience*, 1983, 33, p. 488–493.

Tipping, P. W. e Center, T. D. "*Cyrtobagous salviniae* (Coleoptera: Curulionidae) successfully overwinters in Texas and Louisiana". *Florida Entomologist*, 2003, 86, p. 92–93.

Wang, C. X. e Yan, Y. H. "A case of background matching in the caterpillars of *Xenotrachea* (Lepidoptera, Noctuidae) with the fronds of *Polypodioides amoena* (Polypodiaceae)". *American Fern Journal*, 2016, 106, p. 223–226.

Watkins Jr., J. E. et al. "Ants mediate nitrogen relations of an epiphytic fern". *New phytologist*, 2008, 180, p. 5–8.

Wetterer, J. K. "Ontogenetic changes in forager polymorphism and foraging ecology in the leaf--cutting ant *Atta cephalotes*". *Oecologia*, 1994, 98, p. 235–238.

Wetterer, J. K. "Forager size and ecology of *Acromyrmex coronatus* and other leaf-cutting ants in Costa Rica". *Oecologia*, 1995, 104, p. 409-415.

Wirth, R. et al. *Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2003.

Winkler M. et al. "Herbivory in epiphytic bromeliads, orchids and ferns in a Mexican montane forest". *Journal of Tropical Ecology*, 2005, 21, p.147–154.

Fonte: M. Guerra Santos.

Capítulo 13
Técnicas de coleta, herborização e montagem de exsicatas para samambaias e licófitas

Marcio Roberto Pietrobom
Francisco de Paula Athayde Filho
Jeferson Miranda Costa
Rozijane dos Santos Fernandes
Sebastião Maciel
Maria Goreti Coelho de Souza

1. Introdução

A coleta de material vegetal é uma etapa muito importante no conhecimento de uma flora, uma vez que resultará na obtenção de amostras representativas da diversidade local. Após a coleta, os espécimes passam por um processo denominado herborização, que basicamente objetiva conservar as amostras vegetais geralmente por meio de sua prensagem, desidratação e fixação em cartolinas. Os espécimes assim montados são chamados de exsicatas e ficam armazenados de forma organizada nos herbários, que são espaços especialmente concebidos para garantir a conservação e o estudo de coleções botânicas. Portanto, herbários são repositórios de amostras botânicas e constituem um valioso recurso para o conhecimento da biodiversidade vegetal.

Por isso, a coleta botânica deve ser realizada com qualidade, considerando que o material coletado, herborizado e depositado em herbário poderá servir não apenas para a identificação das espécies, mas também para a constituição de um banco de amostras com finalidades variadas, como a extração de DNA, o corte anatômico, os estudos fotoquímicos e os recursos didáticos para diferentes níveis de ensino, além de servir como material testemunho (*voucher*) de pesquisas, consultorias etc. Dessa forma, ao coletar, devemos ter o cuidado de

preservar ao máximo o material biológico, além de procurar/selecionar plantas férteis e que melhor representem as variações populacionais e/ou morfológicas para uma identificação mais segura das espécies.

Outras obras já contemplam as técnicas de coleta e herborização, todavia, a maioria enfatiza as angiospermas, a exemplo de Mori et al. (1989) e EMBRAPA (2001), entre outras. Algumas publicações contemplam as plantas vasculares de forma generalizada, como Fidalgo e Bononi (1989) e Bridson e Forman (1998). No que tange, especificamente, às samambaias e às licófitas temos a obra de Windisch (1992), que apresenta considerações específicas para a coleta desse grupo vegetal, levando em conta suas especificidades morfológicas, além de chamar a atenção para o registro das informações de campo, tais como altitude, coordenadas geográficas e observações sobre a ecologia das plantas, normalmente negligenciadas.

As recomendações de Windisch (1992) quanto ao registro das observações ecológicas são importantes, uma vez que o nível de detalhamento das coletas pode ser definido, *a priori*, de acordo com os objetivos de cada pesquisa. Estudos ecológicos, por exemplo, podem requerer o registro mais preciso das características ambientais e das relações entre uma espécie e outra, um gênero e outro, até mesmo da relação de epifitismo de uma espécie com o forófito. Tais informações são vinculadas à exsicata por meio de etiquetas e, atualmente, encontram-se inseridas em bancos de dados e estão disponíveis para consulta em plataformas digitais da internet.

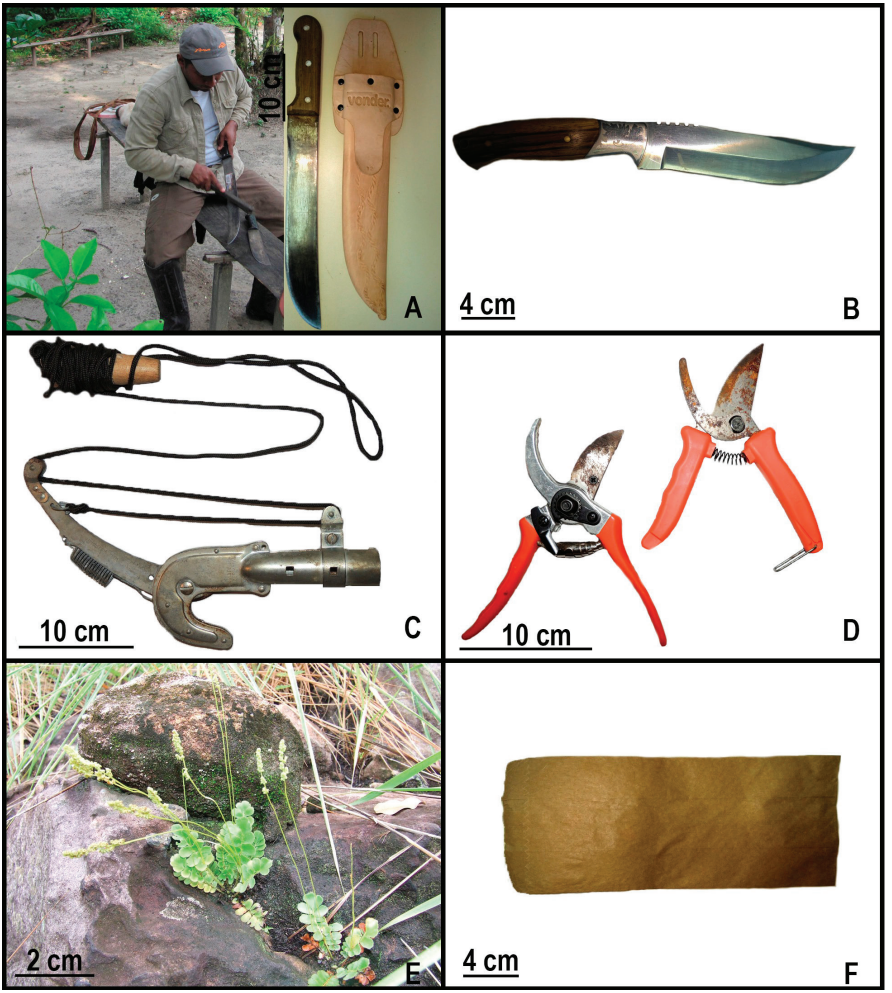
Este capítulo não pretende esgotar o assunto, mas enfatizar detalhes de técnicas de coleta, herborização e montagem de exsicatas para as samambaias e as licófitas, apresentando-se de forma expandida e ilustrada.

2. Material necessário para a coleta de plantas

Inicialmente, devemos lembrar que as samambaias são plantas que possuem o caule rizomatoso, e a coleta dessa parte é imprescindível para compor a amostra. Assim, alguns materiais são necessários durante a execução da coleta em campo. Entre eles, os que servem para corte são muito importantes, tais como: facão ou terçado (figura 1 A), necessário para retirada do rizoma (caule) do solo ou de outro tipo de substrato mais denso, bem como para abrir passagem em trechos de vegetação densa; canivete ou faca pequena (figura 1 B) para retirada de amostras mais delicadas e de tamanho diminuto, como algumas epífitas; podão ou tesoura de poda alta (figura 1 C) para alcançar as frondes de espécies arborescentes e as epífitas em galhos altos e no dossel; e tesoura de poda (figura 1 D) para auxiliar no fracionamento do material, tanto durante as coletas, quanto durante a prensagem.

O acondicionamento das amostras em campo depende da quantidade, do tamanho, da natureza e do objetivo da pesquisa, portanto, para amostras pequenas e delicadas (figura 1 E) coletadas em paredão de cachoeira ou em outros ambientes, utilizam-se sacos de papel Kraft de 1 kg (figura 1 F), para evitar avarias, por seu tamanho diminuto e frondes delicadas, além de sacos plásticos de 60 kg ou 100 kg onde são colocadas e transportadas várias amostras de tamanhos maiores. Também são utilizados sacos de papel, tubos de Eppendorf e sacos plásticos "zip lock" com sílica-gel para acondicionar amostras de tecido vegetal para estudos genéticos e de filogenia.

Figura 1: A – Facão; B. Faca; C – Podão (ou tesoura de poda alta); D – Tesouras de poda; E. *Anemia oblongifolia* (Cav.) Sw.; F – Saco de papel Kraft de 1 kg.



Fonte: A, B, E – Marcio Roberto Pietrobom; D, E – Rozijane Santos Fernandes.

Recomenda-se levar também câmera fotográfica, binóculo, GPS e um caderno de campo. Todas as informações referentes ao material coletado, assim como o ambiente, devem ser anotadas no caderno ou na caderneta de campo, que é um tipo de diário em que constam, entre outras informações, o nome e o número de coletor. Esses registros devem ser feitos no momento da coleta da amostra e são tão importante quanto o exemplar em si. As informações obtidas junto com as amostras são relidas e informatizadas, isto é, inseridas em um banco de dados do herbário e, depois, essas informações farão parte das etiquetas da exsicata, descrita posteriormente.

As anotações no caderno de campo podem ser feitas, muitas vezes, por outras pessoas que fazem parte da equipe de coleta, e não exatamente pelo coletor. Dessa forma, é importante escrever de forma clara e legível, pois outras pessoas poderão precisar consultar seu caderno de campo (EEPA-INPA, 2017). Podem ser utilizados, preferencialmente, lápis comum ou caneta de tinta indelével no caderno de campo e na fita crepe, sendo que nela fica anotado apenas o número do coletor correspondente a cada amostra.

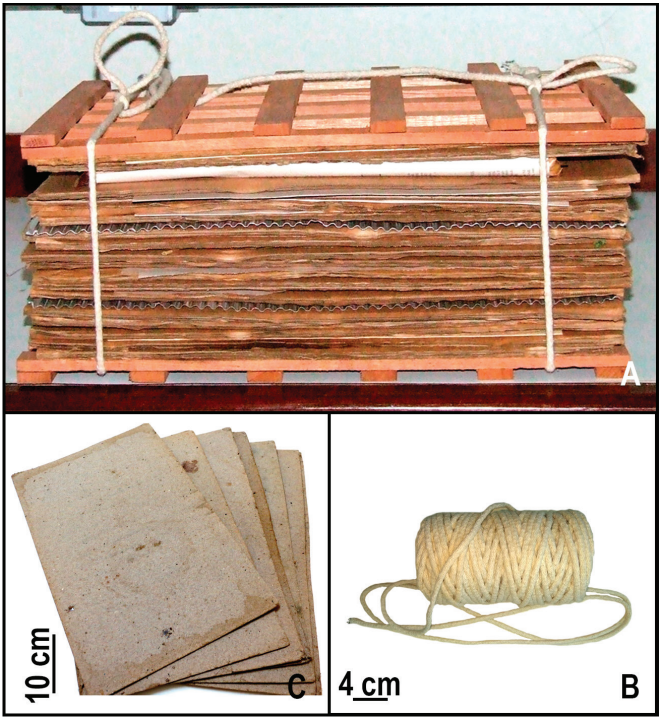
Caso seja possível e necessário, em campo, o uso de prensa completa (grade de madeira, jornal e papelão, cada um medindo 29 cm de largura e 42 cm de comprimento) (figura 2 A), além de cordas ou barbante de algodão grosso (figura 2 B) para amarrar a prensa. Para que fique mais leve o transporte em campo, podem ser usadas apenas as prensas de mão com jornais para acondicionar as plantas. Muitas vezes, na organização das plantas na prensa, faz-se necessária a utilização de papel chupão (figura 2 C), associado ao alumínio corrugado, próximo aos jornais contendo as plantas. Isso é importante, pois ajuda a retirar grande quantidade de água do material, acelerando o processo de desidratação.

No caso de coletas em cachoeiras (o procedimento recomendado segue adiante, no item 3H), além do material de campo usual, devidamente adaptado com prendedores e suportes, também se faz necessário a utilização de outros itens. Dentre eles, destacam-se o kit básico para rapel, composto por, no mínimo: corda estática – vide melhor especificação de segurança; cadeirinha BigWall; mosquetões de três tipos: D clássico com rosca, malha rápida de aço e D gatilho *wire* curvo; blocante rapelador Stop; e demais equipamentos que julgar necessário, de acordo com a necessidade do trabalho em questão; equipamento de segurança, como capacete, calçados e luvas, para que a atividade de rapel seja segura; corda guia para avaliação de estratificação; binóculo, para

que um ajudante em terra auxilie o coletor durante a etapa de amostragem; rádio comunicador, para que o ajudante em terra dê instruções ao coletor sobre a área de amostragem que ainda deve ser analisada.

Deve-se observar também o vestuário de campo, uma vez que ele se constitui em material de segurança para o coletor (pesquisador, professor ou aluno), então, torna-se necessário o uso de calça comprida de tecido resistente à rasgadura ou arranhões, camisa de manga comprida, chapéu ou boné, botas de borracha, calçados de couro ou coturno, além de perneira e luva, sempre que possível. Cabe acrescentar, principalmente no caso das mulheres, que os cabelos devem ser presos e não usar joias ou bijuterias.

Figura 2: A – Prensa completa com grade de madeira, jornal e papelão; B – Barbante de algodão grosso; C – Folha de papel chupão



Fonte: A, B – Marcio R. Pietrobom; C – Francisco de Paula Athayde Filho.

O vestuário também serve para proteção contra picadas de insetos que possam cair sobre a cabeça e outros animais peçonhentos, como cobras, escorpiões e aranhas, além de plantas com espinhos (p.ex., *Smilax* sp., palmeiras) ou que

tenham bordas foliares cortantes (p.ex., tiririca, capim navalha – *Cyperus* sp.), ramos ou estruturas urticantes (p.ex., urtiga) e cipós que queimam, como o cipó de fogo (p.ex., *Davila rugosa* Poir.).

O uso de repelentes comprovadamente eficazes é também de suma importância, uma vez que, além de prevenir a aquisição de diversas doenças que podem ser transmitidas por picadas de insetos, como Dengue, Zika, Chikungunya (em áreas urbanas), febre amarela, leishmaniose, mal de Chagas (em áreas mais rurais), entre outras, previne também infestações por carrapatos. Outra recomendação importante é que cada pesquisador mantenha sua Carteira de Vacinação devidamente atualizada, com todo o tipo de vacina capaz de protegê-lo de possíveis doenças decorrentes de sua exposição ao ambiente.

Não devemos esquecer que o Brasil é um país tropical com clima quente e muita incidência solar, portanto, não esquecer o filtro solar, água e alimentos leves, para que não haja indisposição para continuar a coleta.

A atenção para o transporte desse material também é importante, pois a forma como será transportado poderá otimizar a coleta ou não. O uso de mochilas, calças e coletes com bolsas para carregar material pequeno, alimentos, água e repelente é o mais recomendável, uma vez que deixa as mãos livres para o trabalho. Materiais maiores ou mais pesados (grade de madeira, jornal, papelão, papel chupão e podão) devem ser organizados em pacotes devidamente amarrados para mantê-los fixos e mais fáceis de carregar. Feito isso, distribui-se o peso entre os coletores.

3. Técnicas de coleta

3.1. Informações gerais

A priori, a equipe de campo deve contar com um bom guia, de preferência, um morador do local, pois esse se apresenta, geralmente, como bom conhecedor da região e até mesmo da flora local. Ter um guia com esses conhecimentos é de grande importância para o sucesso da coleta, considerando que saber onde encontrar as plantas de interesse do pesquisador otimizará o tempo em campo, assim como minimizar o risco de o pesquisador ou um membro da equipe se perderem em campo, principalmente quando a coleta é sem área amostral delimitada, uma vez que nesse tipo de coleta o pesquisador anda de maneira aleatória e pode se afastar-se do guia e se perder na área inventariada.

O coletor deve sempre considerar o cuidado consigo, principalmente se decidir fazer uma incursão sozinho. Mesmo que ele tenha boa orientação geográfica e saiba usar um GPS, deve estar atento aos seus sinais de cansaço ou a qualquer outra indisposição física, pois, caso ele tenha um mal súbito ou ocorra algum incidente ou acidente, não terá outra pessoa que possa socorrê-lo. Assim, torna-se muito importante que, ao planejar uma coleta, seja considerada a possibilidade de um acompanhante para essa tarefa, a fim de evitar transtornos ou danos irreversíveis.

Uma boa pergunta que o pesquisador pode fazer-se antes de iniciar a coleta é: quantas amostras posso coletar? Inicialmente, dependerá do bom senso do coletor. Deve-se levar em consideração a relação do número de espécimes encontrados na área para cada espécie e também o conhecimento acerca das plantas de seu interesse, para que não haja coleta desnecessária do material botânico e nem se perca a oportunidade de aproveitar recursos materiais e financeiros, principalmente quando se trata de áreas de difícil acesso.

Mediante essas considerações, no caso de espécies comuns, sugere-se coleta de poucas amostras. Quando se tratar de espécies raras, isto é, com pouco registro em herbários, em publicações ou coletas realizadas em data muito remota, o ideal é coletar mais espécimes para duplicatas para que possam ser trocadas entre herbários. O coletor ainda deve considerar que pode deparar-se com espécies que podem ser raras em uma região e comuns em outra ou, ainda, o fato de ter poucos indivíduos na área.

Aconselha-se coletar pelo menos quatro amostras da mesma espécie. Dessas quatro, uma amostra ou duplicata será destinada como material testemunho (*voucher*) para depósito no acervo do herbário da instituição do coletor vinculado, e as outras duplicatas serão distribuídas para herbários parceiros e/ou destinadas a especialistas para futura identificação ou confirmação da identificação.

As coletas são realizadas em áreas florestais que estão sob a jurisdição das unidades da Federação (federal, estadual ou municipal), podendo ser públicas ou privadas, protegidas ou não e, para tanto, pode ser obrigatório ou não ter uma licença ou um registro voluntário para pesquisa. Então, não devemos esquecer que existem os órgãos responsáveis pela execução da política ambiental, como: o Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), o Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), o Instituto de Desenvolvimento Florestal e da Biodiversidade (Ideflor-bio) e as Secretarias Municipais de Meio Ambiente (SEMMA), responsáveis pelo gerenciamento e pela fiscalização de recursos biológicos em áreas de Unidades de

Conservação (UC) ou não, logo, são responsáveis pelas autorizações para pesquisa em seus territórios nos termos da legislação que lhes compete.

A Instrução Normativa nº 03/2014 (ICMBio, 2014) define em seu arts. 7º e 8º que as autorizações para a execução das atividades previstas no art. 3º (coleta e transporte de material biológico), com finalidade científica ou didática, no âmbito do ensino superior, deverão ser solicitadas pelo pesquisador/professor por meio do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBio).

Nesse sentido, é obrigatório solicitar autorização de pesquisa nas UCs, exceto para a Área de Proteção Ambiental (APA) que teve sua gestão alterada a partir da Lei Complementar nº 140/2011, que, no inciso XIV do art. 7º, deixa clara a promoção do licenciamento ambiental de empreendimentos e atividades, exceto nesse tipo de Unidade de Conservação (Brasil, 2011).

Ainda que a legislação brasileira não torne obrigatória a licença para coletar em áreas fora das Unidades de Conservação ou mesmo em APA, é recomendável que o coletor solicite uma autorização ou um registro voluntário nos órgãos competentes, a fim de evitar embaraços, caso seja abordado por fiscais. Uma vez constatada a falta do registro ou da licença, o coletor está sujeito a ser multado pela coleta não autorizada, além de apreensão do seu material.

Adentrando na mata para coleta, devemos saber que esse ambiente é o habitat de animais que podem se estressar com o excesso de ruídos provocado por vozes que, normalmente, não fazem parte desse ambiente, logo, ter educação e respeito pelo e no ambiente se faz necessário.

Então, qual seria o melhor período para a coleta? Inicialmente, pode-se considerar que o período ideal vai depender da agenda e do tempo do pesquisador. Todavia, não podemos esquecer que as samambaias e licófitas têm necessidade de umidade, por isso, é importante agendar a ida para campo, preferencialmente, no término do período chuvoso, quando a umidade ambiental ainda é bastante elevada, possibilitando encontrar espécies que possuam padrão sazonal específico.

As coletas podem ser realizadas durante o período chuvoso, mas devem-se dobrar os cuidados dentro da mata. Considerando os eventos ambientais que são típicos dessa época e de acordo com as regiões geográficas onde ocorrem as coletas, existe a possibilidade de "trombas d'água", enchentes e deslizamentos de barreiras, principalmente em regiões montanhosas, além de quebras de galhos e/ou quedas de árvores, descargas elétricas de raios. Além dos equipamentos que podem molhar, é possível haver, ainda, dificuldade de visualização das plantas pela baixa luminosidade solar em florestas densas, além de riscos com animais, como serpentes.

Outra dificuldade que deve ser avaliada durante esse período é quanto ao acesso aos locais de coleta. A via terrestre, dependendo da região e da localidade, pode não ter pavimentação asfáltica ou de outro tipo, pode ser uma estrada de chão batido, de solo arenoso ou argiloso, o que torna o acesso muito difícil, algumas vezes é necessário o uso de carro com tração nas quatro rodas. Por outro lado, a via fluvial geralmente não é barata, levando em conta o pagamento do piloto e do combustível. Nesse caso, deve-se também considerar o tamanho e o tipo da embarcação, levando em conta seu deslocamento de ida e volta, que está condicionado ao volume de água, isto é, a hora em que a água estará mais alta e mais baixa, caso haja influência de maré. Se os coletores ou o piloto não tiverem esse conhecimento, estarão sujeitos a surpresas em um dos trajetos, ao se depararem com a falta de trafegabilidade da embarcação pelo baixo volume de água, podendo inclusive ficar encalhado em algum ponto do seu trajeto.

Porém, não devemos considerar que o período de recesso de chuva representa um período em que não encontraremos plantas desse grupo, apenas podemos ter uma menor representatividade delas no ambiente florestal. Vale inclusive mencionar que, muitas vezes, a coleta no período de seca também pode tornar-se importante, quando realizada em regiões onde os períodos de estiagem e de chuva são bem marcados, como no Cerrado e na Caatinga. Assim, ao realizar a coleta na seca e na chuva, no mesmo local, é possível determinar preferências das espécies quanto à sazonalidade.

A presença de amostras estéreis, na área, não significa que não possam ser coletadas, elas podem ser utilizadas para registro de ocorrência e distribuição geográfica, além do que, um especialista poderá identificá-la, mesmo estéril, dependendo de qual espécie se tratar e do nível de identificação que é possível (família, gênero ou espécie). Considerando o fato de que alguns herbários não aceitam amostras estéreis, deve-se ter cuidado com a quantidade de coleta dessas amostras para que não se convertam em coletas predatórias.

3.2. Agora vamos à coleta!

Chegando no local de coleta, inicie observando todas as possibilidades de onde as plantas possam estar, sendo a planta epífita (na base, no meio ou mais acima no caule do forófito), no chão, na margem de trilhas ou de cursos d'água ou igarapés (como são referidos os afluentes dos rios, na Amazônia), arroios, dentro de açudes, represas, no interior da mata, sobre e entre rochas.

Quando encontrar a planta, antes de retirá-la do substrato, primeiramente, fotografe-a, e o ambiente também. Use o material adequado para retirar a planta do substrato: geralmente é usado o próprio facão ou terçado (figura 3 A, B). Nesse processo, deve-se tomar cuidado para que o rizoma venha junto com a fronde, isto é, a planta completa. Para tanto, deve-se inserir o facão no solo a uma distância de cerca de 15 cm da base do pecíolo, levantando a amostra com cuidado. Tome os devidos cuidados com o caule ao retirar as plantas epífitas ou com os pecíolos de plantas terrestres de menor porte, uma vez que estes podem quebrar, a exemplo de *Trichomanes pinnatum* Hedw. Em seguida, escreva o número de coleta na fita crepe e pregue-a no pecíolo, raque ou outra parte do vegetal (figura 3 D), certificando-se de que a retirada da fita crepe não causará danos à amostra. Não esqueça de escrever o número da coleta no caderno de campo!

Após isso, coloque a planta no saco plástico (figura 3 C). Se a planta for grande, dobre-a em partes, medindo aproximadamente 30 cm, pois isso ajudará na herborização. Suceda da mesma forma, até que o saco esteja cheio ao ponto de não caber mais amostras, feche a boca do saco para que a planta não desidrate e abra somente quando estiver no laboratório, fazendo a herborização. Muitas vezes, é necessário colocar um pouco de água dentro do saco para manter a umidade dentro dele, impedindo a murcha de plantas mais delicadas e a consequente deterioração do material, antes mesmo de sua prensagem. Manter a planta hidratada até a prensagem é bom porque também ajudará na herborização, uma vez que algumas plantas são muito sensíveis à desidratação, e suas frondes ou pinas enrolam e dificultam a herborização, a exemplo de algumas espécies de *Trichomanes* e *Selaginella*, entre outras delicadas.

Logo após ter acondicionado a planta no saco plástico, proceda às anotações sobre a coleta, não deixe para depois, pois poderá esquecer alguma informação ou confundir com uma amostra anterior. Anote no caderno de campo a data e o local de coleta (essas informações podem ser localizadas na parte superior da página, indicando que todas as amostras foram coletadas naquele local e data). O mesmo número de coleta registrado na fita crepe deve constar no caderno, bem como as coordenadas geográficas de um GPS, preferencialmente, o tipo florestal, o ambiente, o hábito, a forma de crescimento, se possível, identificar o forófito das epífitas, assim como se o espécime se encontra atacado por herbívoros ou, ainda, observar a espécie associada a outra espécie.

O número do coletor é sequencial e contínuo, isto é, uma vez iniciado, só terá fim quando o coletor parar de coletar. Vamos considerar que você iniciou a sua coleta e terá dois dias para tal. No primeiro dia, sua primeira amostra será a de número um, e assim sucessivamente, até o fim do dia, quando você terminou com a amostra de número 52. Ao reiniciar, no dia seguinte, sua primeira amostra será a de número 53, depois 54, 55, e assim por diante. Essa sequência de número do coletor deve ser anotada na amostra com a fita crepe e no caderno de campo. Dessa forma, as informações anotadas no caderno de campo para cada espécime/espécie são correlacionadas com a amostra relativa para aquele espécime/espécie.

Vamos considerar a possibilidade de uma coleta conjunta com mais de um coletor e que seja necessário colocar as plantas desses diferentes coletores em um mesmo saco plástico. Nesse caso, o número de coleta colocado na fita crepe deve ser seguido da letra inicial do nome de cada um dos pesquisadores, a fim de evitar confusão com as coletas. Essa sugestão se estende para o momento de herborizar: quando fizer a identificação de coleta no jornal, deve ser igual à que está na fita crepe.

Figura 3: A e B – Uso do facão para retirar a planta do substrato; C – Plantas acondicionadas em saco plástico durante a coleta D – Fita crepe fixada no pecíolo e indicada pela seta vermelha com o número do coletor correspondente

Fonte: A, B, C – Marcio Roberto Pietrobom; D – Maria Goreti Coelho de Souza.

Ainda considerando a coleta conjunta, chamamos atenção para as coletas em aulas de campo, quando a turma estiver dividida em equipes. Nesse caso, certamente, haverá número de coletas repetido, o que faz com que haja mais atenção com as recomendações feitas acima, principalmente na hora da prensagem e da utilização das prensas de madeira, caso haja mistura de material!

Algumas plantas apresentam o esporófito com muitas frondes, permitindo que, de uma única amostra, sejam feitas duplicatas, ou, conforme será visto adiante, a planta que tiver fronde grande (acima de 60 cm de comprimento) será dividida em partes, sendo que, nesses casos, todas as partes receberão o mesmo número de coleta, pois pertencem ao mesmo espécime.

Caso a coleta seja realizada na estação do ano com baixa precipitação pluviométrica (dependendo da região do país, período de inverno ou verão), poderão ser encontradas espécies que possuem padrão de sazonalidade específicos, como é o caso das espécies do gênero *Pecluma*, *Pleopeltis*, *Selaginella convoluta* (Arn.) Spring, espécies de Hymenophyllaceae, entre outras. Essas espécies possuem adaptações durante o período de escassez de água, e suas frondes "se enrolam" (figura 4 A, B, C, D), dando aspecto de mortas. A coleta pode ser feita mesmo assim. No laboratório, essas amostras precisam ser hidratadas antes da prensagem. Para isso, deve-se mergulhar essas plantas em uma bandeja com água comum para serem reidratadas. Dependendo da textura da fronde, pode levar de poucas horas até um dia todo para que as frondes fiquem totalmente abertas. Só depois desse procedimento deverá ser realizada a prensagem desse material, retirando o excesso de água com papel absorvente.

3.3. Plantas pequenas e delicadas

Estamos considerando como plantas pequenas aquelas que apresentam porte diminuto, variando entre 5 e 15 cm de comprimento ou menos, com folhas delicadas e frágeis, a exemplo das epífitas dos gêneros *Didymoglossum*, *Hecistopteris*, *Pleopeltis*, *Ananthacorus*, da subfamília gramitidoides, e certas rupícolas dos gêneros *Anemia* e *Adiantopsis*, entre outras (figuras 5 A, B, C, D, E).

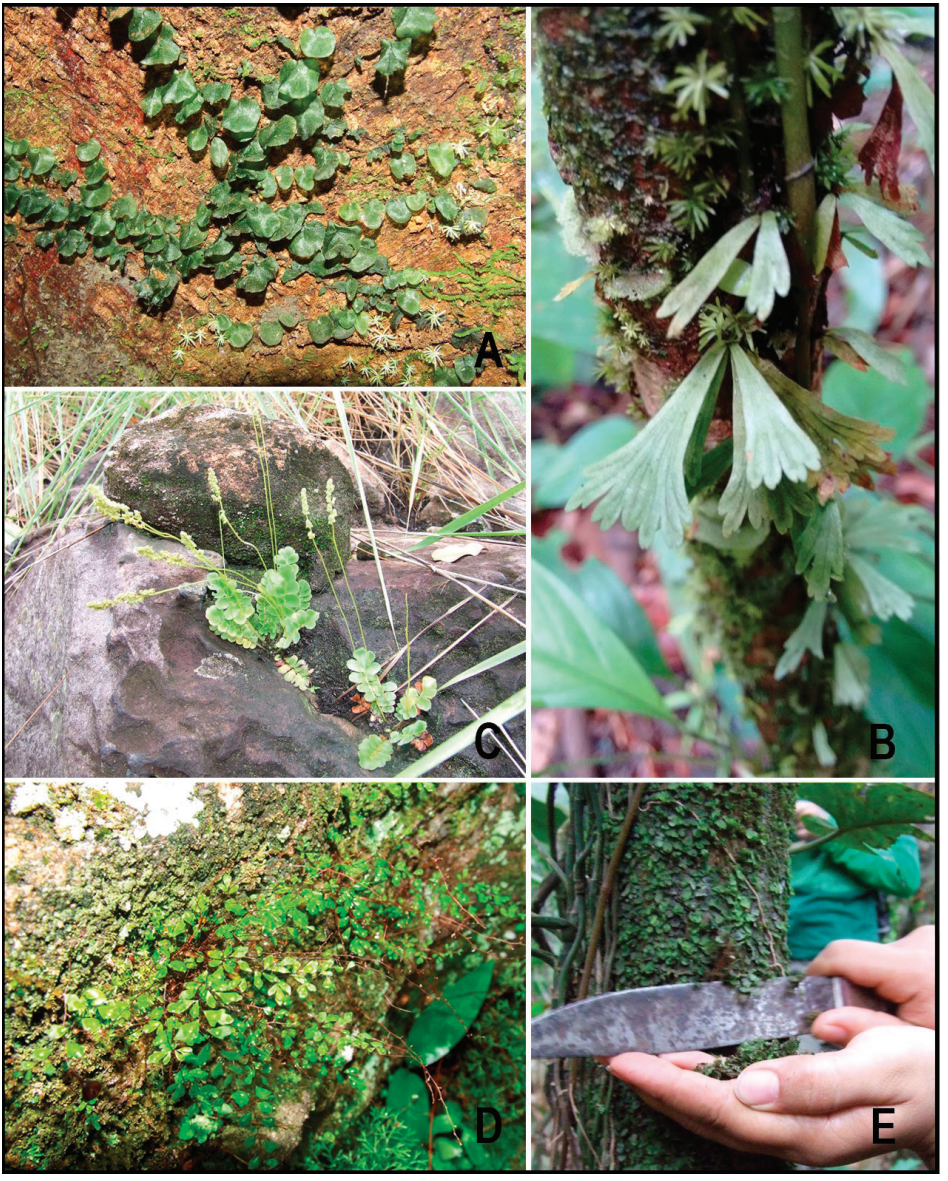
Os espécimes epifíticos e rupícolas devem ser retirados com o auxílio de uma faca pequena ou canivete (figura 5 E) e colocados no saco de papel Kraft de 1 kg, devidamente identificado com data e número de coleta. Após colocar a planta no saco, dobre sua abertura para que a planta não caia. Quando for herborizar, retire as plantas do saco de papel, espalhe-as bem no jornal e dobre as três partes do

jornal para que as amostras não caiam durante o manuseio e processo de secagem. Recomenda-se usar outra prensa apenas para plantas pequenas e delicadas, uma vez que elas secam mais rápido e podem queimar no meio das plantas maiores que demoram mais a secagem.

Figura 4: A – *Pecluma plumula* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.G. Price com as frondes se enrolando; B – *Pleopeltis burchellii* (Baker) Hickey & Sprunt ex A.R. Sm. com as frondes se enrolando; C e D – *Selaginella convoluta* (Arn.) Spring com os ramos enrolados ou totalmente enrolados

Fonte: A, B – Marcio Roberto Pietrobom; C – Maria Goreti Coelho de Souza.

Figura 5: A – *Didymoglossum kapplerianum* (J.W. Sturm) Ebihara & Dubuisson, uma espécie epífita; B – *Hecistopteris pumila* (Spreng.) J. Sm., uma espécie epífita; C – *Anemia oblongifolia* (Cav.) Sw., uma espécie rupícola; D – *Adiantopsis senae* (Baker) Schuettp. & A. Davila, uma espécie rupícola; E – Uso de faca para retirar plantas epífitas pequenas como é o caso de *Didymoglossum punctatum* (Poir.) Desv.



Fonte: A, C, D, E – Marcio Roberto Pietrobom; B – Maria Goreti Coelho de Souza.

3.4. Plantas aquáticas

Quando pequenas, no caso de espécies dos gêneros *Salvinia* e *Azolla*, podem ser coletadas com as próprias mãos (figuras 6 A, B), colocadas também em sacos de papel, obedecendo aos mesmos critérios descritos em 3.B, quanto às informações da coleta.

Outro gênero que merece atenção é o *Isoëtes*. Essas plantas aquáticas, na maioria das vezes, são encontradas completamente submersas, ou apenas com a extremidade de suas micrófilas despontando para fora d'água. O problema é que essa planta é muito mal amostrada no Brasil, pouco representada em herbários, e isso se dá por suas características morfológicas. Olhando para essa planta no fundo de um rio ou vereda, facilmente pode ser confundida com uma Cyperaceae ou outras gramíneas (figuras 6 C, D), sendo assim, não amostrada. Recomenda-se então, em áreas úmidas, atenção especial para essa planta.

Figura 6: A e B – *Salvinia auriculata* Aubl., exemplo de samambaia aquática; C – *Isoëtes* sp., vista geral da planta dentro d'água; D – *Isoëtes* sp., detalhe da planta

Fonte: A, B – Jeferson M. Costa; C, D – Francisco de Paula Athayde Filho.

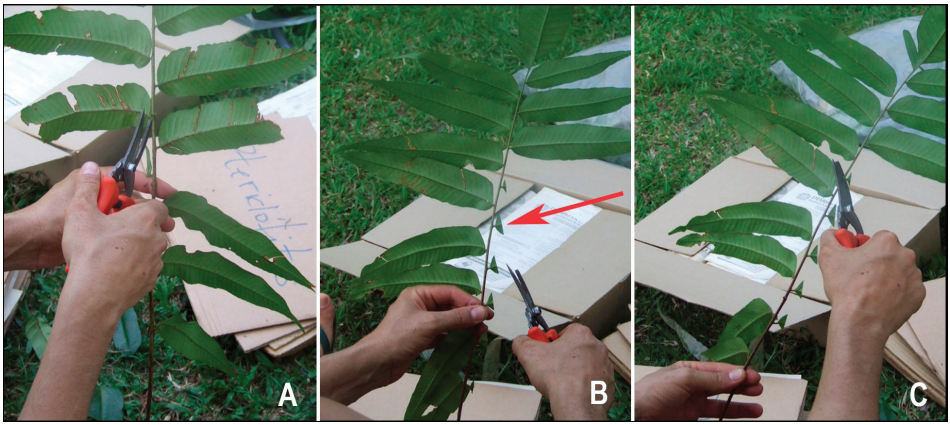
Um cuidado especial que deve ser tomado com samambaias e licófitas aquáticas, tanto aquelas flutuantes quanto as submersas, refere-se ao fato de trazerem muita água aderida, logo que retiradas do ambiente. Assim, recomenda-se trocar o jornal da prensa onde essas plantas estão com mais frequência que o normal (até que o jornal não fique encharcado), usar papel chupão, além de deixar alumínios corrugados próximos à planta, para acelerar o processo de desidratação e evitar a proliferação de fungos que podem ocorrer mesmo dentro da estufa por causa do excesso de umidade, além de evitar que a planta "cozinhe" em meio a tanta umidade e calor, pois isso dará uma coloração mais escura ao material prensado, podendo dificultar sua identificação científica a posteriori.

3.5. Plantas com frondes grandes (> 60 cm de comprimento)

Espécies que possuem frondes muito grandes, por exemplo, os gêneros *Cyathea* (Cyatheaceae) e *Cyclodium, Diplazium* (Dryopteridaceae), são coletadas e prensadas em partes separadas (figuras 7 A, B, C; 8 C, E, F). Primeiramente, devem-se medir os comprimentos da fronde, do pecíolo e da lâmina foliar, contar o número de pares de pinas e anotar no caderno de campo no número correspondente para a amostra.

Em geral, as frondes são simétricas, então, pode-se cortar as pinas de um dos lados da fronde, tomando o cuidado de deixar cerca de um centímetro do peciólulo da pina (figuras 7 A, B, C; 8 A, B, F), para evidenciar a disposição das pinas na raque. As pinas apicais não devem ser cortadas, deixando três a quatro pares (figuras 7 C; 8 C), para ser evidenciado o tipo de ápice da fronde (pinatífido ou conforme – figura 8 C, D).

Figura 7: A – Fronde de *Cyclodium meniscioides* (Willd.) C. Presl com um dos lados das pinas sendo retirado; B – Fronde de *Cyclodium meniscioides,* evidenciando um dos lados com as pinas e o outro lado sem as pinas (ficando apenas a base da pina indicada pela seta vermelha); C – Ponto em que deve ser cortado o ápice da fronde, deixando até quatro pares de pinas



Fonte: Maria Goreti Coelho de Souza.

Algumas espécies, por exemplo, dos gêneros *Acrostichum* e *Cyathea*, apresentam pecíolos muito espessos e longos, necessitando que sejam prensados separadamente do resto da fronde. Nesses casos, após o procedimento descrito acima, corte o pecíolo cerca de 10 cm antes da base da lâmina foliar, dobre-o no formato de "V", "N" ou "W", em tamanhos de cerca de 30 cm de comprimento desde a sua base até o ápice ou o tamanho equivalente, que caiba na cartolina onde a planta irá ser montada (exsicata). Algumas vezes, não é suficiente essa dobradura do pecíolo, e será necessário cortá-lo. Então, corte-o em pedaços de cerca de 30 cm de comprimento para facilitar a montagem da exsicata (figura 8 E). Nesse procedimento, deve-se tomar o cuidado de não danificar a base do pecíolo (figura 8 E), podendo comprometer as estruturas, como as escamas, os tricomas, os acúleos etc., que são utilizados, na maioria das vezes, na identificação.

Outra parte a ser separada da fronde é a base da lâmina foliar, deixando dois ou três pares de pinas basais já com as outras duas, ou três pinas opostas cortadas (figura 8 E). Algumas vezes, os ápices das pinas podem ser dobrados, ao invés de cortados, para que caibam no jornal. Seja como for tratada a pina, pode-se também deixar o restante do pecíolo, caso ele caiba nas dimensões da cartolina para montagem da exsicata, ao invés de separá-lo, como mencionado no parágrafo anterior.

Posteriormente, deve-se cortar a porção mediana da lâmina (figura 8 F), deixando de duas a quatro pinas (ou de acordo com o tamanho das pinas, se a pina for tão grande que ultrapasse o comprimento da cartolina, então deixe uma ou duas, tomando o cuidado de não ficar o material "amontoado") e a mesma quantidade equivalente de pinas cortadas (figura 8 F). E, por fim, deve-se cortar o ápice da lâmina foliar, tomando o cuidado de deixar de três a quatro pares de pinas (figuras 7 C; 8 C, D).

Os procedimentos descritos acima podem ser feitos em frondes pinadas, bipinadas ou mais vezes divididas.

3.6. Plantas com dimorfismo foliar

Muitas espécies de samambaias apresentam acentuado dimorfismo foliar, em que os esporófitos exibem dois padrões foliares completamente distintos durante a fase reprodutiva, muitas vezes, ambos ocorrendo ao mesmo tempo. De maneira geral, as frondes vegetativas apresentam lâmina foliar mais desenvolvida e maior que as frondes férteis (salvo algumas exceções). Essas últimas, na maioria das vezes, não apresentam lâmina foliar, e seus esporângios se desenvolvem diretamente sobre a raque, ou em pinas especiais acessórias; ou quando apresentam lâmina foliar, essa é bastante estreita quando comparada àquela da fronde vegetativa.

Essa característica não é incomum entre as samambaias, das quais podemos citar os gêneros *Bolbitis*, *Cyclodium*, *Olfersia*, *Polybotrya* (figuras 9 A, B), *Lomariopsis* e *Salpichlaena* e, ainda, algumas espécies de *Lomariocycas*, *Meniscium*, *Mickelia* e *Trichomanes* (figura 9 C), entre tantas outras.

Figura 8: A, B – Fronde de *Cyathea microdonta* (Desv.) Domin, sendo retirado um dos lados das pinas; C – Ápice da fronde de *Cyathea microdonta,* evidenciando os pares de pinas; D – Ápice da fronde (indicado pela seta vermelha) de *Mickelia nicotianifolia* (Sw.) R.C. Moran *et al.,* evidenciando os pares de pinas; E – Parte basal da lâmina foliar de *Cyathea microdonta,* evidenciando três pares de pinas basais com parte do pecíolo dobrado (indicado pela seta vermelha) e a base do pecíolo (indicado pela seta preta); F. Parte mediana da fronde de *Cyathea microdonta,* evidenciado um dos lados com as pinas, e o outro lado, sem as pinas (indicado pelas setas vermelhas)

Fonte: Maria Goreti Coelho de Souza.

Durante as etapas de coleta, deve-se, sempre que possível, localizar em campo, preferencialmente, indivíduos contendo as duas formas foliares, pois, além de caracterizar adequadamente a amostra, evitam-se erros em herbário. É

muito comum coletar apenas as frondes vegetativas, uma vez que as frondes férteis são mais difíceis de ser encontradas em conjunto com a primeira. Assim, ao se herborizar as frondes separadamente, pode ocorrer o erro de serem identificadas como duas espécies diferentes. Os demais procedimentos para a herborização seguem o padrão descrito neste capítulo.

3.7. Plantas associadas a cachoeiras e a dossel

Muitas vezes, em campo, deparamo-nos com certos ambientes que, apesar de sua conhecida riqueza biológica, têm sua análise dificultada por questões logísticas, principalmente associadas a problemas de acesso, pois as áreas amostrais podem estar, por exemplo, em encostas íngremes, como aquelas associadas a cachoeiras, ou a muitos metros do chão, como no caso de comunidades associadas ao dossel de florestas.

Paredões rochosos associados a cachoeiras, por sua elevada umidade e pelo substrato rochoso, repleto de fendas com grande quantidade de matéria orgânica, sempre favorecem o desenvolvimento de uma elevada flora de samambaias e licófitas. Mas, apesar disso, a dificuldade de coleta nessas áreas torna tais ambientes pouco explorados e, possivelmente, guardam uma flora única e ainda pouco conhecida.

Para tanto, independentemente da altura da queda da cachoeira, para que se faça uma amostragem abrangente e segura, é imprescindível a utilização de equipamento básico de rapel (figura 10 A), já citado anteriormente, associado com equipamentos usuais para campo, devidamente adaptados. Basicamente, o equipamento de rapel deve ser ancorado à montante da cachoeira, estando, primeiramente, as cordas lançadas em um lado da queda e, depois, no outro lado(figura 10 A, B). Para a avaliação da estratificação, pode ser utilizada uma corda com nós equidistantes, marcando os pontos das transecções laterais, com espaçamentos definidos arbitrariamente, dependendo do tamanho da cachoeira. O primeiro transecto considerado se localiza exatamente na borda superior da cachoeira, onde a água sai do plano horizontal e entra em queda. Os demais transectos são definidos até a base da queda d'água (figuras 10 C, D).

Para as coletas, as adaptações aos equipamentos usuais de campo envolvem: o facão e/ou canivete devem, preferencialmente, possuir alças e permanecerem presos aos punhos ou cinto do coletor, para evitar quedas; os sacos de coleta devem, após a amostragem, ficar presos junto ao cinto ou descidos com auxílio de corda acessória para a equipe de terra; os registros devem ser feitos a lápis, por causa

da água; equipamentos sensíveis, como máquina fotográfica e GPS, devem ser guardados em recipientes isolantes.

Figura 9: A – Dimorfismo foliar de *Polybotrya sorbifolia* Mett. ex Kuhn, visão geral da planta, com as folhas vegetativas dispostas de forma helicoidal, com uma fronde fértil desenvolvendo-se ao centro (indicada pela seta vermelha); B – Fronde fértil de *Polybotrya sorbifolia*, em destaque (indicada pela seta vermelha), com frondes vegetativas ao fundo; C – Dimorfismo foliar de *Trichomanes trollii* Bergdolt, visão geral da planta, em que se percebem as frondes vegetativas menores e arqueadas e as frondes férteis maiores, estreitas e eretas

Fonte: A, B – Francisco P. Athayde Filho; C – Maria Goreti Coelho de Souza.

O auxílio de uma equipe de terra é essencial para garantir uma amostragem adequada em ambientes de cachoeiras, dando um suporte essencial ao coletor, uma vez que esse, por estar suspenso, tem uma visão limitada do ambiente em que está. Para tanto, a comunicação entre o coletor e a equipe de terra deve ser feita, prefe-

rencialmente, via rádio comunicador, já que o som da queda d'água pode interferir na comunicação, e deve ocorrer com auxílio também de binóculos, uma vez que, em cachoeiras mais altas, a equipe de terra pode não enxergar perfeitamente as áreas que devem ser amostradas pelo coletor.

Os cuidados com a segurança devem ter atenção especial por toda a equipe de campo, pois, dependendo da altura da cachoeira, uma queda pode ser fatal. Assim, o equipamento utilizado para o rapel deve ser de qualidade e ter sua manutenção preventiva garantida; os equipamentos de segurança necessários para a realização do rapel devem ser sempre utilizados corretamente; e deve-se ter especial atenção com acidentes com cobras e outros animais peçonhentos, bem como abelhas e marimbondos, que podem encontrar abrigo nessas encostas.

Figura 10: A – Utilização de equipamento básico de rapel para amostragem de samambaias e licófitas em queda d'água de cachoeira; A,C – Posicionamento da corda de rapel na queda d´água; B,D – Posicionamento da corda de rapel em um dos lados da queda da cachoeira

Fonte: Lúcio R. Fernandes.

Para a amostragem de samambaias e licófitas associadas ao dossel de floresta, alguns cuidados especiais devem ser tomados, para garantir tanto uma maior eficiência da amostragem como a segurança de quem a está realizando. Deve-se considerar também que comumente encontramos epífitas e hemiepífitas não necessariamente associadas ao dossel, mas distribuindo-se ao longo de todo o tronco dos forófitos.

A coleta das espécies que se distribuem abaixo do dossel, mas até uma certa altura do solo, é de fácil realização, necessitando apenas que o coletor utilize um podão ou um gancho associado a uma vara de bambu ou de alumínio para retirar o espécime do tronco da árvore em que ele está desenvolvendo-se. O procedimento para a herborização do material recém-coletado segue o padrão aqui apresentado.

Já para espécies de dossel, ou que se localizem nos segmentos inferiores ao dossel, mas em uma altura que impossibilite a utilização de podão ou varas com gancho, a recomendação é a utilização de equipamento próprio para escalada. Entre as várias técnicas conhecidas, uma das muito utilizadas é a de escalada com auxílio de espora especial (Fidalgo e Bononi, 1989), mas não é a única. Para a realização dessa técnica de escalada, utiliza-se um suporte de metal com, aproximadamente, 40 cm de comprimento preso em cada um dos pés e paralelamente à perna, por dois pontos fixos, tendo internamente uma espora de metal, em cada uma das extremidades inferiores.

Associado a esse equipamento, obrigatoriamente, deve-se utilizar um cinto de segurança, que fica preso à cintura de quem realizará a escalada e, posteriormente, ao entorno do tronco da árvore. Assim, fixando as esporas junto à árvore, o coletor consegue ascender pelo tronco, subindo constantemente o cinto de segurança.

Devido à presença do cinto de segurança, o coletor poderá deixar as mãos soltas para a realização das coletas (como já mencionado), que serão acondicionadas em sacos e presas ao cinto, ou descidas para o acondicionamento junto à equipe de solo. Essa equipe poderá também auxiliar o coletor, do solo, por meio de um binóculo, a localizar o material a ser coletado, uma vez que a visão dele pode estar prejudicada, junto ao dossel, além de guiá-lo sobre e por entre as árvores.

Assim como mencionado para os trabalhos em cachoeiras, os cuidados com a segurança de todos os envolvidos devem ser priorizados na coleta em dossel. O uso apropriado dos equipamentos de escalada, as medidas de segurança e a devida manutenção preventiva desse equipamento são importantíssimos para evitar acidentes, por exemplo, com animais e com a queda de alturas elevadas, havendo risco de morte. Cuidados com estruturas de defesa da própria vegetação também devem ser observados, como a presença de espinhos, acúleos, folhas cortantes, látex tóxicos etc. A queda de pedaços de troncos e ramos velhos ou apodrecidos, decorrente do processo de escalada, pode ocorrer. Assim,

é altamente recomendado que a equipe de terra não fique logo abaixo de quem está realizando a escalada. Caso o coletor não se sinta apto para realizar a coleta, a escalada deve ser feita por uma pessoa treinada, utilizando peconha ou equipamento de escalada.

4. Técnicas de herborização

Plantas herbáceas, geralmente não ultrapassando 60 cm de comprimento, prensa-se todo o vegetal, inclusive suas raízes, dessa forma, se necessário, deve-se dobrar nos formatos das letras "V", "N" ou "W", em tamanhos que caibam dentro do jornal (29 cm de largura e 42 cm de comprimento) (figura 11 A). Esses formatos de dobra das amostras permitirão que as superfícies abaxial e adaxial da fronde sejam evidenciadas, concomitantemente. Devemos sempre lembrar que, após a desidratação, o material se torna frágil e fácil de quebrar, por isso, durante a prensagem, devemos tomar cuidados prévios enquanto a planta está úmida e maleável. Depois de seca, não será mais possível mudar o formato em que se encontra. Assim, temos de atentar para não deixarmos o ápice das pinas fora do jornal (figura 11 B) ou, ainda, a amostra "amontoada" ou muito sobreposta. Ela deve ficar bem espalhada dentro do espaço útil do jornal, o que facilitará a visualização das partes importantes para a identificação botânica, depois de secas.

A disposição das superfícies abaxial e adaxial deve sempre ocorrer, ainda que se trate de plantas menores que 42 cm de comprimento e que não precisem ser dobradas nos formatos em "V", "N" ou "W". Para frondes divididas, deve-se prensar pelo menos uma pina em uma superfície diferente das demais. Para isso, deve-se virar na base da pina, torcendo o seu peciólulo. No caso das frondes inteiras, deve-se prensar pelo menos duas frondes (de preferência, fixas no caule), deixando evidente uma fronde voltada para a superfície abaxial e a outra, voltada na superfície adaxial. Esses procedimentos detalhados no momento da prensagem facilitarão o manuseio da exsicata na hora da identificação.

No caso de espécies com caule curto ou longo reptante, como as do gênero *Adiantum*, a duplicata deve ser feita deixando o intervalo entre as duas frondes.

Use temperatura adequada nas estufas de secagem (geralmente 60° a 70° C) para não deteriorar a estrutura de reprodução (esporângio e esporos), também estruturas epidérmicas (escamas e tricomas), coloração de estruturas epidérmicas e caules, feixes vasculares da base do pecíolo.

Para organizar as plantas prensadas, deve-se usar prensa de madeira (em geral, 29 cm de largura e 42 cm de comprimento, considerar o peso e a resistência da madeira), folha de jornal (contendo material vegetal), papelão com "folha dupla" e/ou utilização de papel chupão, para o caso de plantas com maior umidade, e alumínio enrugado ou

corrugado (figura 11 C). Todos do mesmo tamanho da grade de madeira (prensa) e, por fim, o barbante de algodão ou fitas de prensagem para amarrar a prensa.

A sequência para a montagem do conjunto a ser prensado é a seguinte: folha de papelão, folha de alumínio enrugada, folha de papelão, folha de jornal contendo o material botânico, folha de papelão, folha de alumínio enrugada, folha de papelão. Essa sequência pode ser repetida quantas vezes for possível de acondicionar na prensa (figura 11 D) e, por fim, deve-se amarrar fortemente em cada extremidade da prensa de madeira (ao amarrar a prensa, use nó de fácil soltura), com barbante de algodão espesso, fita ou material de amarra que estiver disponível, desde que não seja passível de derreter (como algum tipo de nylon) ao colocar na estufa (figura 11 E).

Depois de concluir a prensagem das amostras, será necessário levar as prensas para a estufa. Existem alguns tipos de estufas que podem ser usados, tais como: de madeira (usar tipos de lâmpadas Ecolume), elétrica e a gás (figuras 12 A, B, C, D, E).

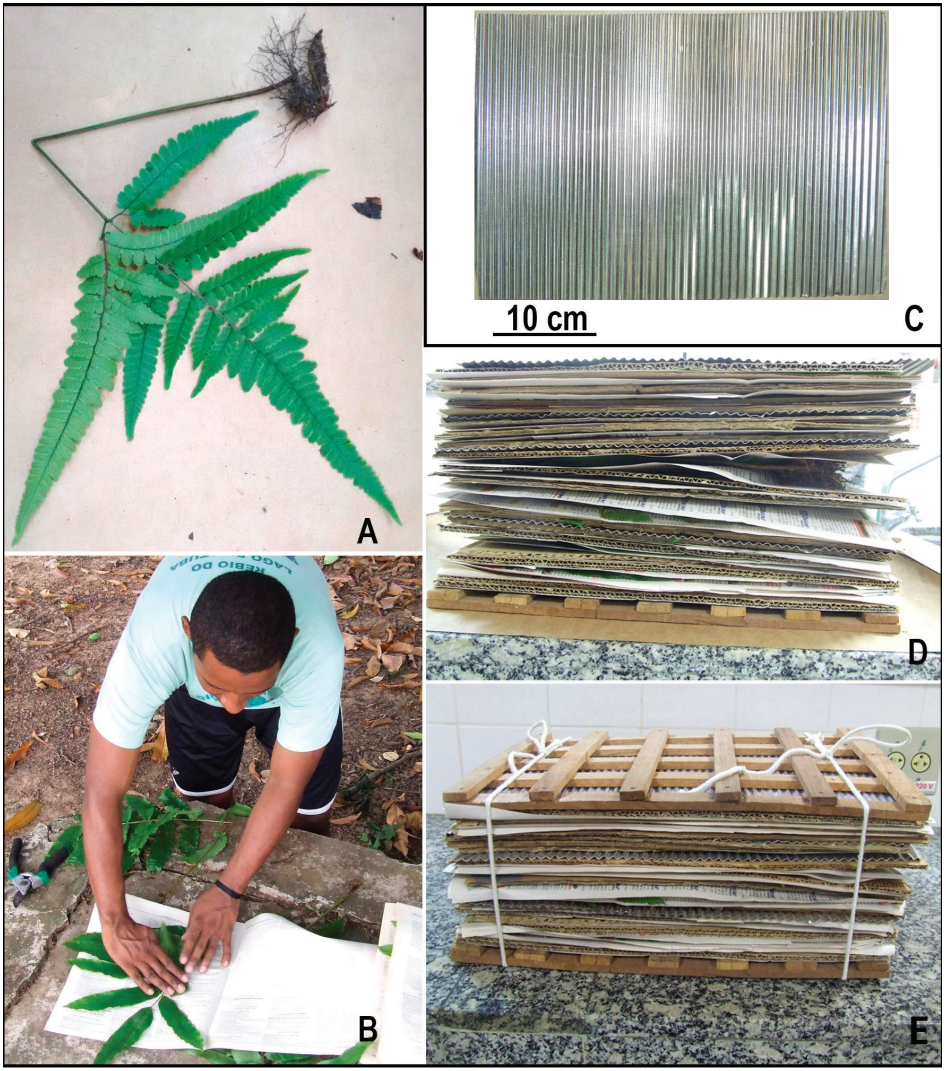
Em coletas de campo com longa duração, podem-se usar dois procedimentos para armazenamento e preservação e/ou secagem das amostras. Um dos métodos utilizados é a aplicação do álcool 70%, usado apenas para armazenar e preservar durante o período da coleta. Depois de prensadas e amarradas as amostras em pequenos pacotes com barbante, elas são embebidas em álcool 70%, colocadas dentro de sacos plásticos novos bem grossos e completamente vedados para evitar a entrada de ar e insetos. Esses sacos com plantas devem ser abertos somente no laboratório!

Quando chegar ao laboratório, troque todos os jornais para que a secagem seja mais rápida, lembrando de repetir a sequência dos números do coletor no jornal novo. Esse método tem alguns pontos negativos, como, por exemplo: modifica a aparência da planta, tornando-a escura, e plantas com pinas articuladas à raque, geralmente, desprendem quase ou totalmente depois de secas ou ainda úmidas.

Outro método utilizado é o uso de uma pequena estufa de madeira portátil e dobrável para facilitar seu transporte e montagem (figuras 12 B, C), aquecida por queimadores infravermelho (cremalheiras) a gás (figura 12 D), que garante a correta desidratação e conservação do material.

Quando as amostras coletadas se destinarem às análises moleculares, devem ser coletadas e inseridas em sacos plásticos tipo "zip lock" com fecho hermético, com sílica-gel, para posteriores análises moleculares. A sílica-gel conserva o material vegetal de maneira prática, absorvendo a umidade dos tecidos. Dessa forma, quanto mais eficiente hermeticamente for o recipiente, a amostra ficará mais seca e menos suscetível à degradação química ou enzimática, preservando o DNA com qualidade.

Figura 11: A – Planta completa de *Triplophyllum funestum* (Kunze) Holttum dobrada em "V" para ser prensada; B – Parte apical da fronde sendo colocada entre a folha de jornal para ser prensada; C – Folha de alumínio corrugado; D – Prensa sendo composta com papelão, folha de jornal com a planta dentro, papelão e folha de alumínio corrugado; E – Prensa completa fechada amarrada com barbante de algodão



Fonte: A, C, E – Maria Goreti C. de Souza; B – Rozijane Santos Fernandes.

Para esse procedimento, devem-se escolher folhas saudáveis (sem fungos ou parasitas). A coleta das folhas deve ser feita com a própria mão (sem o auxílio de tesouras, para evitar a contaminação com o DNA de outras amostras), em pedaços que caibam em envelopes de papel pardo pequenos. Devem-se evitar as nervuras, pois podem conter muita água e pouco material genético. Todos os envelopes com as amostras devem ser colocados em um recipiente bem fechado hermeticamente, contendo a sílica-gel. As amostras devem ter as seguintes anotações no envelope: as iniciais dos coletores, o número da coleta, a família, o número da planta marcada e a data. Os envelopes com as amostras secas devem ser organizados por coletor e número de coleta, embalados a vácuo e acondicionados no freezer do laboratório.

Figura 12: A – Estufa de madeira com lâmpada ecolume; B, C – Estufa portátil de campo, a gás, montada; D – Queimador infravermelho (cremalheira) a gás, para aquecimento da estufa portátil de campo; E – Estufa elétrica

Fonte: A – Jeferson M. Costa; B, C, D – Francisco de Paula Athayde Filho; E – Marcio R. Pietrobom.

5. Técnicas de montagem de exsicatas

A montagem do material coletado consiste na fixação das plantas prensadas e secas e de sua etiqueta (com as mesmas informações da caderneta de campo) em uma folha de papel cartão ou de papel alcalino alvo com gramatura entre 180g a 375g (em alguns lugares, essa cartolina de montagem é chamada de camisa ou saia), sendo então chamada de exsicata. Esse processo proporciona um suporte físico que permite o manuseio e a inclusão do espécime no acervo, causando o mínimo de danos ao material botânico (Machado e Barbosa, 2010).

Uma exsicata adequadamente montada deve conter qualidade e valor taxonômico, isto é, permitir a observação do máximo de características diagnósticas e ter longa durabilidade. Deverá, ainda, ter um aspecto artístico, apresentando o material da forma mais natural e realista possível (figura 13 A).

A planta deve ser centralizada e distribuída adequadamente sobre o papel de montagem. O material não deve ultrapassar as dimensões da base e, preferencialmente, não cobrir a etiqueta. Esta, medindo cerca de 12 cm de comprimento e 10 cm de largura, é colocada no canto inferior direito (figura 13 A) e deve conter todas as informações provenientes da coleta e, se possível, a família e o nome da espécie. A etiqueta deve ser colada somente na lateral direita para que, se necessário, a planta fique por baixo dela. Além disso, quando necessário, deve ser confeccionado um envelope pequeno (figura 13 B), que será utilizado para o depósito de fragmentos que venham a cair com o manuseio da planta. Apesar de não ter uma regra, sugere-se um modelo com 11 cm de comprimento e 8 cm de largura ou tamanho em que caibam os restos de amostras que se destacaram ou, ainda, dependendo do espaço que sobre na área útil da cartolina, sendo fixado preferencialmente no canto superior esquerdo ou na área da cartolina que estiver disponível, isto é, sem parte da planta (figura 13 A).

O processo de montagem da exsicata, em geral, segue um padrão quanto às dimensões e tipos de papel adequados. Entretanto, existem variações entre as diferentes coleções. As dimensões do papel variam entre: 28 x 42 cm, 29,5 x 42 ou 30 x 40 cm; sendo o tipo de papel adequado para fixação escolhido de acordo com a sua gramatura: o ideal é entre 250 e 375g.

Outra questão que gera certa discordância é a forma de fixar a planta seca na folha de papel. São utilizados três tipos de fixação: a) costura; b) cola quente ou cola branca fria de uso em carpintaria aplicadas direto na planta;

e c) a fixação por meio de fitas de papel ou fitas de pano gomadas-280, 281, 282 (link para sugestão de compra: https://herbariumsupply.com/product-category/mounting/adhesives/) com uso de cola branca fria (figuras 14 A, B). A principal função dessa etapa de fixação é garantir que a planta não se desprenda com o tempo e o manuseio.

Figura 13: A – Exsicata (*Adiantum lucidum* (Cav.) Sw.), indicando a etiqueta (seta vermelha); B – Esquema de confecção do envelope para fragmentos (seta azul)

Fonte: A – Rozijane Santos Fernandes; B – adaptado por Rozijane Santos Fernandes a partir de Fidalgo e Bononi (1989).

A costura é o método mais demorado e requer um pouco de habilidade e cuidados para não danificar o material ou furar as mãos e os dedos. Entretanto, facilita a análise pelos pesquisadores e, se for usada uma linha adequada (linha de pipa, nº 10, 100% algodão), o material não vai desprender com o tempo. Esse é o método menos utilizado.

A colagem por cola quente ou cola branca fria pode ser a maneira mais fácil de fixação, mas as amostras precisam ser deixadas sob pressão por meio de um peso para ficarem bem coladas, e isso leva um determinado tempo. Entretanto, esse método inviabiliza o manuseio se forem fixadas partes úteis para identificação, como: a face abaxial da fronde contendo soros, escamas, tricomas etc. Além disso, pode não ser tão eficaz quanto à fixação da amostra se o usuário não manusear a exsicata corretamente. Dependendo da qualidade da cola, a planta pode ressecar ou se soltar da exsicata.

O último método é a colagem com fitas de papel ou fita de pano gomada, que também é um método rápido de fixação. Esse método também facilita o manuseio do material pelo pesquisador, já que ele precisa apenas cortar as fitas, tanto de papel como na fita de pano, e aplicar cola branca fria. A quantidade de fita deve ser de maneira que a planta fique bem firme na cartolina, colocando-as nas extremidades e no meio. Deve-se usar o bom senso ao colar as fitas, em estruturas mais finas ou delicadas da planta, use fitas com larguras e comprimentos proporcionais a essas estruturas; em estruturas mais robustas da planta, use fita mais largas e mais compridas. Esses cuidados devem ser tomados para que a exsicata não deixe a desejar esteticamente.

A utilização de cola comum ou em bastão em Coleções Científicas não é recomendado ou indicado, já que se soltam com o tempo, ficam amarelas e atraem fungos e insetos. O ideal para ser utilizado é uma cola especial de celulose CMC, que, por ser sintética, não apresenta as contraindicações citadas acima. Essa cola é comprada em pó, posteriormente diluída em água destilada e acondicionada em recipiente plástico com tampa contendo pincel (Machado e Barbosa, 2010).

Figura 14. Forma de fixação da planta na folha de cartolina. A – Cola quente direto na planta (*Adiantum lucidum* (Cav.) Sw.); B – Colagem com fitas de papel (*Adiantum lucidum* (Cav.) Sw.)

Fonte: Rozijane Santos Fernandes.

5.1. Exsicatas de espécies pequenas e grandes

Conforme descrito no item 4, quando se tratar de samambaias de grandes dimensões, com frondes maiores que 60 cm de comprimento, estas serão prensadas em partes separadas, como, por exemplo, espécies de *Acrostichum*, *Cyathea*, *Meniscium*, *Pteris, Pteridium*. Então, ao montar as exsicatas, as partes da fronde serão fixadas separadamente, cada parte em um papel de montagem diferente. Para tanto, deve-se tomar cuidado com a numeração. Por exemplo, se a fronde foi separada em três partes, então cada parte será numerada consecutivamente, da seguinte forma: base da lâmina (incluindo o pecíolo, caso não esteja separado) – 1/3; meio – 2/3;e ápice 3/3. Outra situação pode ocorrer se o pecíolo foi separado da lâmina e a parte mediana da lâmina foi separada em duas ou mais, então, cada parte será numerada consecutivamente, da seguinte forma: pecíolo (separado da lâmina) – 1/5; base da lâmina (pecíolo separado da lâmina) – 2/5; meio (nesse caso, pode ter sido separado em mais partes), então, fica meio – 3/5, meio – 4/5 e ápice – 5/5. Todas devem ter etiquetas e ser guardadas em uma mesma capa ou pacote.

No caso de samambaias e licófitas de pequeno porte (até 10 cm de comprimento), como as epífitas dos gêneros *Didymoglossum*, *Hecistopteris*, da subfamília gramitidoides, e certas rupícolas dos gêneros *Anemia*, *Adiantopsis* e algumas pequenas *Selaginella,* entre outras, as técnicas de colagem ou costura não se aplicam. Essas plantas devem ser inseridas diretamente em um envelope com dimensões

sugeridas de cerca de 16 cm de comprimento e 11 cm de largura, dependendo da quantidade de espécimes coletados, fixado no centro da exsicata.

6. Orientações para destino das exsicatas e duplicatas

O intercâmbio de materiais ou duplicatas é uma prática comum entre herbários (coleções), principalmente, com a finalidade de identificação ou até mesmo pela manutenção de coleções adicionais do material em diferentes herbários. Entretanto, deve-se tomar o cuidado para não distribuir separadamente as partes de uma fronde grande ou de espécies dimorfas. Nas espécies com frondes acima de 60 cm de comprimento, a duplicata deve ser permutada com uma fronde completa, contendo pecíolo, base, meio e ápice (figura 8 C, E, F), e não apenas o fragmento dessas. Isso implica posteriores estudos de revisões taxonômicas.

7. Agradecimentos

Os autores agradecem a M.Sc. Simone Albarado Rabelo, Chefe do Núcleo de Gestão Integrada do ICMBio Breves/PA, pela valiosa contribuição com as questões legais para licenciamento trazidas à luz deste texto, colaborando com um conhecimento que será compartilhado com todos aqueles que buscarem a leitura deste livro.

Referências

Brasil. Lei Complementar n. 140, de 8 de dezembro de 2011. Fixa normas, nos termos dos incisos III, VI e VII do caput e do parágrafo único do art. 23 da Constituição Federal, para a cooperação entre a União, os Estados, o Distrito Federal e os Municípios nas ações administrativas decorrentes do exercício da competência comum relativas à proteção das paisagens naturais notáveis, à proteção do meio ambiente, ao combate à poluição em qualquer de suas formas e à preservação das florestas, da fauna e da flora; e altera a Lei n. 6.938, de 31 de agosto de 1981. *Diário Oficial [da] União*: Sessão 1, Brasília-DF, ano 148, n. 236, p. 60, 09 dez. 2011.

Bridson, D. e Forman, L. *The Herbarium Handbook*. Kew: The Royal Botanic Gardens, 1998.

EEPA-INPA. Ecologia e Evolução de Plantas Amazônicas – Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia. *Protocolo para coleta, herborização e identificação de espécimes vegetais*. Disponível em: http://www.botânicaamazonica.wiki.br/labotam/doku.php?id=projetos:sgc: natura:protocolos:coleta. Acesso em: 07 fev. 2017.

EMBRAPA- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Amazônia Oriental. 2001. *Coleta e preparação de material botânico*. Disponível em: https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/373944/1/fd430001.pdf. Acesso em: 27 jan. 2017.

Fidalgo, O. e Bononi, V. L. R. *Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico.* São Paulo: Instituto de Botânica, 1989.

ICMBio – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Instrução Normativa Nº 3, de 1º de setembro de 2014. Fixa normas para a utilização do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade – SISBio. *Diário Oficial [da] União*: Sessão 1, Brasília, ano 23, n. 139, p. 60, 02 set. 2014.

Machado, S. R. e Barbosa, S. B. *Herbário BOTU "Irina Delanova Gemtchujnicov" Manual de procedimentos.* Botucatu, 2010. Disponível em: https://www1.ibb.unesp.br/Home/Departamentos/Botanica/Herbario/Manual_Herbario_BOTU.pdf. Acesso em: 27 jan. 2017.

Mori, S. A. et al. *Manual de manejo do herbário fanerogâmico*. Ilhéus: Centro de Pesquisa do Cacau, 1985.

Windisch, P. G. *Pteridófitas da região Norte-Ocidental do estado de São Paulo – Guia para excursões*. São José do Rio Preto: Editora Universitária-UNESP, 1992.

Editores

Marcelo Guerra Santos
Universidade do Estado do
Rio de Janeiro
marceloguerrasantos@gmail.com

Augusto César Pessôa Santiago
Universidade Federal de
Pernambuco
augusto.psantiago@ufpe.br

Lana da Silva Sylvestre
Universidade Federal do
Rio de Janeiro
lana@biologia.ufrj.br

Os Autores

Alexandre Salino
Universidade Federal de Minas Gerais
salinobh@gmail.com

Alexandre Siminski
Universidade Federal de Santa Catarina
alexandre.siminski@ufsc.br

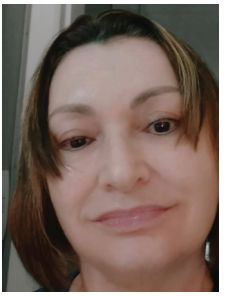
Alphonse Kelecom
Universidade Federal Fluminense
lararapls@hotmail.com

André Luís de Gasper
Universidade Regional de Blumenau
algasper@gmail.com

Andréa Gabriela Mattos
Universidade Federal de Santa Catarina
andrea.gmattos@gmail.com

Andressa Müller
Universidade Feevale
biol.andressa@gmail.com

Anna Flora de Novaes Pereira
Universidade Federal do Vale do São Francisco
anna.flora@univasf.edu.br



Áurea Maria Randi
Universidade Federal de Santa Catarina
aurearandi@gmail.com

Claudine Massi Mynssen
Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro
cmynssen@gmail.com

Eliana Akie Simabukuro
Universidade Federal de São Carlos
esimabuk@ufscar.br

Fabiana Regina Nonato
Byos Soluções Tecnológicas
frnonato@uol.com.br

Flávia Carolina Lins da Silva
Universidade Federal Rural de Pernambuco
flavia.lins@ufrpe.br

Francisco de Paula Athayde Filho
Universidade do Estado de Mato Grosso
fpafilho@unemat.br

Iva Carneiro Leão Barros
Universidade Federal de Pernambuco
ivaclb@gmail.com

Ivo Abraão Araújo da Silva
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
ivoabraao@hotmail.com

Jairo Lizandro Schmitt
Universidade Federal de Alagoas
jairo.schmitt@penedo.ufal.br

Jeferson Miranda Costa
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Pará
jeferson.m.costa@hotmail.com

João Paulo Santos Condack
Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro
jpcondack@puc-rio.br

Leandro Rocha
Universidade Federal Fluminense
lean.machado@gmail.com

Lucas Erickson Nascimento da Costa
Universidade Federal de Pernambuco
lucasbiologicasufpe@hotmail.com

Luiz Armando de Araújo Góes-Neto
Baobá Consultoria Ambiental
lgoes-neto@hotmail.com

Márcia Patrícia Hoeltgebaum
Universidade Federal de Santa Catarina
mphmarcia@gmail.com

Marcio Roberto Pietrobom
Universidade Federal do Pará
pietrobomsilva@yahoo.com

Maria Goreti Coelho de Souza
Universidade Federal do Pará
goretisouza@yahoo.com.br

Maria Luiza Ribeiro da Costa Ribeiro
Universidade Estadual Vale do Acaraú
marialuizawetzel@gmail.com

Maurício Sedrez dos Reis
Universidade Federal de Santa Catarina
msedrez@gmail.com

Moemy Gomes de Moraes
Universidade Federal de Goiás
moemy@icb.ufg.br

Paulo Gunter Windisch
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
pteridos@gmail.com

Pedro Bond Schwartsburd
Universidade Federal de Viçosa
pedro.schw@ufv.br

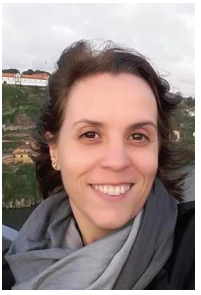
Rafael de Paiva Farias
Universidade Federal da Bahia
rafaelpfarias@hotmail.com

Rafael Garrett
Universidade Federal do Rio de Janeiro
rafael_garrett@iq.ufrj.br

Ricardo Cardoso Vieira
Universidade Federal do Rio de Janeiro
vieirarc@biologia.ufrj.br

Rozijane Santos Fernandes
Universidade Federal do Maranhão
rozijane.fernandes@ufma.br

Sebastião Maciel
Universidade Federal do Pará
macielbio@yahoo.com.br



Selma Ribeiro Paiva
Universidade Federal Fluminense
selmapaiva@id.uff.br

Sergio Romero da Silva Xavier
Universidade Estadual da Paraíba
xaviersergio@yahoo.com.br

Thaís Elias Almeida
Universidade Federal de Pernambuco
thais.elias@ufpe.br

Tiago Montagna
Universidade Federal de Santa Catarina
t.montagna@ufsc.br

Vinicius Antonio de Oliveira Dittrich
Universidade Federal de Juiz de Fora
vinarc@gmail.com

Pareceristas e revisores científicos

Adaíses Simone Maciel da Silva
Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)
adaises.maciel@gmail.com

Adriana Quintella Lobão
Universidade Federal Fluminense (UFF)
alobao@hotmail.com

Alejandra Vasco
Botanical Research Institute of Texas, USA
avascog@gmail.com

Bruno Garcia Ferreira
Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)
bruno.garcia.ferreira@gmail.com

Fernanda Alves Martins
TROPIBIO sediado no CIBIO-InBio, Universidade do Porto, Portugal
fernandaalvesmartins@yahoo.com.br

Gustavo Martinelli
Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ)
gmartine@jbrj.gov.br

Kleber Del Claro
Universidade Federal de Uberlândia (UFU)
delclaro@ufu.br

Jarcilene Silva Almeida
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)
jarcilene.almeida@ufpe.br

José Luiz Pinto Ferreira
Universidade Federal Fluminense (UFF)
josepint06@yahoo.com.br

Julio Antônio Lombardi
Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP)
julio.lombardi@unesp.br

Marcos Vinicius Meiado
Universidade Federal do Sergipe (UFS)
Meiadomeiado@ufs.br

Michelle Helena Nervo
Universidade de Passo Fundo (UPF)
mhnervo@gmail.com

Ulysses Paulino de Albuquerque
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)
upa677@hotmail.com

Vinicius Castro Souza
Universidade de São Paulo (USP)
vcsouza@usp.br

Formato 16 x 23
Tipologia: Garamond (texto) ITC Avant Garde Gothic (TT) (títulos)
Papel: Offset 90 g/m2 (miolo)
Supremo 250 g/m2 (capa)
CTP, impressão e acabamento: Meta Brasil.

O livro aborda aspectos da biologia e taxonomia das samambaias e licófitas, duas linhagens de plantas anteriormente reconhecidas em um único grupo, as "pteridófitas". A obra é ricamente ilustrada e está estruturada em 13 capítulos com exemplos da diversidade de samambaias e licófitas tropicais, utilizando estudos realizados na flora brasileira, desenvolvidos por pesquisadores brasileiros. Os capítulos refletem uma pluralidade de temas em pteridologia, tais como: morfologia e anatomia do esporófito; desenvolvimento do gametófito; história evolutiva; sinopse das famílias e gêneros de samambaias e licófitas no Brasil, incluindo chaves de identificação; distribuição geográfica; conservação; técnicas de coleta e preservação; ecofisiologia; fenologia; fitoquímica; etnobotânica e interações com animais. Desse modo, o livro "Samambaias e licófitas do Brasil: biologia e taxonomia" tem como objetivo preencher uma demanda de literatura em língua portuguesa destinada aos cursos de graduação e pós-graduação em Ciências Biológicas, Botânica e áreas afins.

Os Editores

eduerj